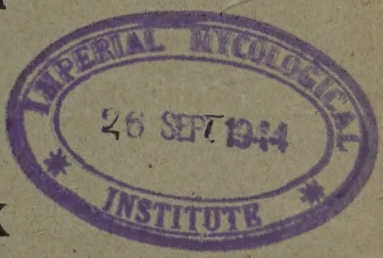
АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР



ТОМ XXIX

1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР

МОСКВА 1944 ЛЕНИНГРАД

Ботанический журнал СССР том 29 (1944) № 1

СОДЕРЖАНИЕ

Стр.

А. И. Толмачев. Об условиях существования третичных флор Арктики . . 3
А. П. Шенников и А. Ф. Иоффе. К биологии пустынных злаков-эфемеров 18
Д. Н. Бекетовский. К характеристике гетерогенной формы *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn 29
З. П. Бочанцева. Материалы по биологии цветения и эмбриологии черного саксаула *Haloxylon ammodendron* Bge 36

Journal Botanique de l'URSS. Tome 29 (1944) № 1

SOMMAIRE

Page

A. I. Tolmačev. Sur les conditions d'existence des flores arctiques tertiaires . . 3
A. P. Chennikov et A. F. Joffe. Contributions à la connaissance de la biologie des graminées éphémères du désert 28
D. N. Beketovsky. A contribution to the character of the heterogenous form of *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn. 35
Z. P. Bochantzeva. Contributions to the biology of florescence and embriology of *Haloxylon ammodendron* Bge 48

Адрес редакции

Москва, Моховая ул., 9, корпус 8, Московское общество испытателей природы, Редакция Ботанического журнала СССР

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БОТАНИЧЕСКИЙ ЖУРНАЛ СССР

JOURNAL BOTANIQUE DE L'URSS

ОТВ. РЕДАКТОР АКАДЕМИК *В. Л. КОМАРОВ*
ЗАМ. ОТВ. РЕДАКТОРА *С. Ю. ЛИПШИЦ*
ОТВ. СЕКРЕТАРЬ РЕДАКЦИИ *Е. И. ШТЕЙНБЕРГ*

ТОМ XXIX

1

ИЗДАТЕЛЬСТВО АКАДЕМИИ НАУК СССР
МОСКВА 1944 ЛЕНИНГРАД

А. И. ТОЛМАЧЕВ

Об условиях существования третичных флор Арктики

A. I. TOLMAČEV

Sur les conditions d'existence des flores arctiques tertiaires

(Получено 30.VI 1941)

Третичные флоры Арктики, обильные и прекрасно сохранившиеся остатки которых стали известны, начиная с середины прошлого столетия, неизменно привлекали к себе внимание ботаников, геологов и палеоклиматологов, как интереснейшие документы, проливающие свет на условия жизни на Земле в отдаленные геологические эпохи. И если прекрасная сохранность растительных остатков, обнаруживавшихся в третичных отложениях Гренландии, Шпицбергена, Новосибирских островов и других арктических районов, как и обилие их, весьма облегчали их ботаническое изучение, способствуя точности определений и полноте морфологической характеристики подвергавшихся описанию форм, то само существование этих флор — флор, образованных такими компонентами,— в тех местах, где мы находим сохраненные в слоях земной коры их остатки, неизменно являлось источником недоумения исследователей, их изучавших.

И действительно, нам трудно примирить представление о богатой и разнообразной, относительно теплолюбивой древесной растительности (остатки слагавших ее форм мы находим в третичных отложениях) с нашими современными представлениями об Арктике, как области холода, льда, скудной и однообразной растительности. Между тем существование богатой растительности именно там, где погребены ее остатки, существование ее как целостного комплекса, очевидно соответствовавшего условиям, в которых он складывался и процветал, является фактом совершенно бесспорным, столь же бесспорным, как невозможность существования сколько-нибудь подобной растительности в условиях современной Арктики. Поэтому создание гипотез, объясняющих возможность существования в третичное время на Шпицбергене, Земле Гриннеля и пр. теплолюбивой растительности, а следовательно и изменение климатических условий, происшедшее в Арктике с того времени до наших дней, являлось для авторов, изучавших остатки третичных флор Арктики, логической необходимостью.

И мы, действительно, видим, что начиная с классических работ Геера (O. Heer, 1868—1883, 1869, 1870, 1874, 1876, 1880) и до наших дней изучение третичных флор Арктики никогда не ограничивалось разрешением специально палеоботанических задач — идентификацией и синхронизацией растительных остатков и описанием вымерших форм растений,— но неизбежно влекло за собою постановку и те или иные попытки разрешения палеоклиматологических вопросов. Более того, вопрос об условиях существования третичных флор Арктики нередко выдвигается на первый план по сравнению с изучением самих растительных остатков, ввиду очевидного его значения не только для познания обстановки, в которой развивались соответствующие флоры, но и для выработки общего представления о прошлых климатах Земли, масштабах и характере их изменений.

Соображения, высказывавшиеся в отношении условий, господствовавших в Арктике в эпоху существования третичных флор Гренландии, Шпицбергена и других районов[1], носили обычно довольно общий характер. Так, Геер (1870), говоря о флоре района Айсфиорда на Шпицбергене, высказывал предположение, что в эпоху ее существования там должен был господствовать климат, характеризовавшийся средней годовой температурой +5.5—6°C. Для острова Диско в Гренландии он же (1869) приводит температуру +9° или выше как вероятную среднегодовую величину. Попыток более детально восстановить существо тех условий, при которых произрастали соответствующие флоры, при этом, к сожалению, не делается. Не делают их и авторы, высказывавшие неудовлетворенность теми предположениями, которые формулировал Геер. И, в целом, мы вынуждены констатировать, что несмотря на исключительный интерес, проявлявшийся исследователями к третичным флорам Арктики, как к палеоклиматологическим документам, использование их как основы для воссоздания картины климата, им соответствовавшего, ограничивалось лишь самыми

[1] Возраст этих флор должен, повидимому, определяться как эоценовый, может быть — олигоценовый. Во всяком случае синхронизация третичных флор Арктики с миоценовыми флорами Средней Европы, практиковавшаяся при первых их описаниях, с большими основаниями рассматривается большинством современных палеоботаников как неточная, преуменьшающая действительный возраст классических третичных флор Арктики.

скромными пределами. Повидимому основное бесспорное положение — необходимость глубочайшего отличия климата, при котором существовали эти флоры, от современного климата Арктики — несколько отвлекало внимание от выяснения существа и реальных масштабов этих отличий, подталкивая сразу на поиски общего объяснения того, как указанное противоречие между условиями определенных стран в прошлом и настоящем могло иметь место.

Решение этого вопроса уже давно намечалось по двум возможным, в значительной степени взаимно исключающим, путям. Одно объяснение исходит из допущения такого *общеземного изменения климатов*, при котором на широте 70—80° должны были господствовать условия, отвечавшие экологическим требованиям растений, слагавших третичные флоры Арктики. В современном умеренном поясе должны были, в таком случае, либо господствовать условия, соответствовавшие климатам более низкоширотных зон нашего времени, либо же те зональные изменения климатов и растительности, которые мы наблюдаем на севере земного шара теперь, не были выражены в такой степени или даже почти отсутствовали (Heer).

В своей крайней форме это объяснение заведомо не выдерживает критики, поскольку синхронизация третичных флор Гренландии и Шпицбергена с миоценовыми флорами Средней Европы оказалась ошибочной. Напротив, эоценовые флоры Европы, с которыми, очевидно, следует сопоставлять их, слагаются из значительно более теплолюбивых элементов, так что, предполагая весьма значительное изменение климата Арктики со времени существования ее третичных флор, мы имеем все основания допустить, что изменения соответствующего масштаба (в сторону похолодания климата) произошли с того же времени и в умеренных широтах Европы.

Однако на востоке Азии мы сталкиваемся с иным положением. Здесь все говорит об относительно малой зональной дифференцированности нижнетретичных флор, а главное — о вероятно лишь умеренном изменении условий существования растительности, происшедшем с эоцена до наших дней в районах, расположенных у 50-й параллели и к югу от нее. Таким образом, допуская существование относительно теплолюбивой флоры под 75° с. ш. (о. Новая Сибирь), мы не прослеживаем здесь (на востоке Азии) таких зональных изменений растительности в более умеренных широтах (на 25° и более к югу от Новосибирских островов), которые соответствовали бы картине, констатированной для эоцена Европы, и отвечали бы априорному представлению о типе растительности зоны 40—50°, соответствующем наличию флор арктотретичного типа под 70—80-й параллелями.

Другое объяснение отвергает или ограничивает общеземные изменения климатов и исходит из допущения, что первопричиной происшедших изменений растительности было перемещение полюсов, вызывавшее соответствующее *смещение климатических поясов и растительных зон*. Изменение растительности Арктики представляется в таком случае функцией изменившегося расположения соответствующих частей суши по отношению к полюсу. Третичная растительность их трактуется как относительно низкоширотная, вопрос же о растительности высоких широт (70—80°) соответствующего времени либо оставляется открытым, либо разрешается предположительно в том смысле, что она могла быть в той или иной степени близка к современным типам растительности высоких широт.

Взгляд на несовместимость представления о третичных флорах гренландско-шпицбергенского типа с высокими широтами, под которыми мы находим их остатки, был одной из первоначальных причин выдвижения гипотезы перемещения полюсов именно палеонтологами (Неймайр — Neumayr, 1888; Натгорст — Nathorst, 1888)[1]. В дальнейшем соответствующие мысли приняли форму целостной палеоклиматологической концепции, развитой в трудах Кеппена и Вегенера (ср. Koeppen und Wegener, 1924). И то сочувственное отношение, которое встречает их теория в кругах палеоботаников, в немалой степени связано именно с тем, что она, по их мнению, освобождает от необходимости допущения, что богатая и разнообразная растительность третичной Арктики развивалась под широтами, с которыми у нас связано представление о господстве холода (а в течение значительной части года — и темноты) и подавленности растительной жизни. В то же время гипотеза перемещения полюсов позволяет наметить такой характер изменения широтного положения отдельных частей суши в северном полушарии, при котором эти изменения в Европе должны были быть весьма резкими, умеренные же части восточной Азии изменяли не столь свое широтное положение, сколь ориентировку по отношению к странам света, сообразно с чем зональные изменения растительности могли быть здесь незначительными.

Однако, освобождая от разрешения некоторых трудных вопросов, теории, ставящие во главу угла не общеземные изменения климатов, а вызываемое перемещением полюсов смещение климатических поясов, порождают, в свою очередь, некоторые трудноразрешимые противоречия[2]. Это, прежде всего, неизбежное допущение приуроченности единообраз-

[1] Следует отметить, что Натгорст, выдвигая для объяснения характера третичных флор Гренландии и Шпицбергена гипотезу перемещения полюсов, допускал одновременно и значительное общеземное изменение климатов, считая нижнеленскую третичную флору, остатки которой были собраны Чекановским, высокоширотной.

[2] Я сознательно воздерживаюсь от критики теории Кеппена — Вегенера и примыкающих к ней гипотез с геофизической точки зрения, не считая соответствующие вопросы вопросами своей компетенции. Говоря об определенных — положительных и отрицательных — сторонах той или иной палеогеографической концепции, я имею в виду исключительно то, в какой степени соответствующие теоретические построения способствуют (или препятствуют) разрешению выдвигаемых палеоботаникой вопросов об условиях существования растительного мира Земли в геологическом прошлом.

ных по своему облику третичных флор Арктики к весьма различным широтам. Так, если допустить вместе с Натгорстом, что в интересующую нас эпоху северный полюс располагался у арктического побережья Чукотской земли, то местонахождения третичных флор Гренландии, Шпицбергена, Земли Гриннеля представятся расположенными под 55—63° с. ш. Но это же влечет за собою признание, что Земля Банкса лежала почти на своей современной широте, а о. Новая Сибирь — почти на десять градусов севернее, чем теперь, в то время как и там обнаружены остатки флоры типа, весьма сходного с гренландскими и шпицбергенскими[1]. Не разрешает затруднений и схема Кеппена — Вегенера, так как, перемещая полюс еще дальше — в северную часть Тихого океана, она хотя и не требует допущения, что Новосибирские острова располагались в столь высоких широтах, но, перемещая Шпицберген под 40-ю параллель и оставляя для Новосибирских островов место к северу от 60-й, она предполагает весьма резкое различие широтного положения стран, обладавших флорами, очевидно, единого зонального типа (даже при узкой трактовке этого понятия). И если нам трудно было следовать за Геером, допуская синхронность лишь относительно близких миоценовых флор Средней Европы, третических флор Гренландии и невыраженность зональных изменений растительности между 50-й и 70-й параллелями, то еще большие трудности возникают для гипотезы, требующей, практически говоря, признания полного отсутствия зональных изменений растительности на таком же протяжении и существования флор весьма близких друг к другу с одной стороны — под 40-й параллелью, с другой — к северу от 60-й[2].

Как видим, оба указанных пути объяснения связаны со значительными трудностями, в смысле согласования предлагаемых схем со всей совокупностью имеющихся фактических данных. Кроме того, схемы эти не опираются на более конкретные палеоклиматические реконструкции и, в сущности, лишь намечают общие причины происшедших с эоцена (?) климатических (и ботанических) изменений, не устанавливая более точно существа последних.

Заманчивым путем для приближенного воссоздания прежних климатических условий Арктики является сопоставление ее третичных флор с современными, обнаруживающими то или иное сходство с ними[3]. Такие сопоставления и делались неоднократно, причем — по признакам флористического сходства — третичная растительность Арктики чаще всего сопоставлялась с современной растительностью восточных Штатов Северной Америки и Японо-Китайской подобласти Палеарктики.

Заслуживают внимания, мне думается, как объекты для сопоставления с третичной Арктикой, и такие районы, как тихоокеанское побережье Северной Америки между 45-й и 60-й параллелями, а также — несмотря на понятное вследствие расположения в южном полушарии флористическое несходство — область Магелланова пролива и южная часть Чилийского побережья.

Значение подобных аналогий не должно, однако, переоцениваться. В лучшем случае они показывают нам, какого характера условия могли иметь место в древних областях с подобными по своей экологической физиономии флорами. Но сопоставление третичных флор Арктики с современными может пролить некоторый свет на условия существования первых, пожалуй именно в связи с ограниченностью возможности судить об этих условиях по условиям существования современных флор. При более внимательном сравнении, мы убеждаемся, прежде всего, что самое сходство арктотретичных флор с какими бы то ни было современными не особенно глубоко[4]. Классическое сочетание голосеменных типа

---

[1] На это противоречие в свое время весьма веско указал Толль (1890, 1899).

[2] Едва ли большую пользу может принести и иногда высказываемое предположение о несинхронности арктотретичных флор отдельных районов Арктики, поскольку самый характер этих флор вовсе не понуждает нас к такому допущению. Оно делается, собственно, лишь как попытка найти выход из противоречий между палеоботаническими фактами и готовой палеоклиматической схемой, применение которой без подобного дополнительного допущения порождает указанные выше трудности.

[3] Оговорим при этом, что речь может итти, конечно, только о сопоставлении флор, т. е. определенных сочетаний, растительных форм, приуроченных к той или иной области. Пытаться воссоздать условия существования третичных флор Арктики, опираясь на представления об экологии отдельных видов, входивших в их состав, практически бессмысленно. Даже в тех случаях, когда мы имеем дело с видом, существующим и в настоящее время,— напр. *Taxodium distichum* — мы должны быть очень осторожны в наших суждениях, ибо условия сохранения вида как реликта, уцелевшего от эпохи с другими условиями, могут быть подчас весьма далеки от тех, которые соответствуют его экологическому оптимуму. В отношении видов, нацело вымерших,— а таких подавляющее большинство,— это еще труднее. К тому же некоторые эдификаторы арктотретичных флор, напр. *Sequoia Langsdorffii*, обладали во времена их процветания весьма широким распространением, что свидетельствует о вообще широкой амплитуде приспособляемости их к различным климатическим условиям и умаляет их значимость как климатических эдификаторов. Наконец те из эдификаторов интересующих нас флор, которые обладали более локализованным распространением (таковы многие виды широколиственных деревьев), как раз довольно резко отличны от ближайших современных видов, так что судить о природе их по аналогии с последними наиболее трудно. Факт этот, как увидим ниже, имеет, однако, определенное значение для разрешения стоящих перед нами вопросов.

[4] Списки растений третичных флор Арктики см. в цитированных работах Геера, ср. также Nathorst, 1910; Schmalhausen, 1890.

Taxodium distichum — Sequoia Langsdorffii[1] с листопадными породами, главным образом различных семейств сережковых, многие формы которых выделялись крупными размерами своей листвы (важный с экологической точки зрения признак!), в качестве эдификаторов флоры, не повторяется ни в одной из современных флор «третичного» типа, и это подсказывает нам, что условия их существования, если и воспроизводят в известной мере условия, имевшие место в третичной Арктике, во всяком случае не являются особенно сходными с ними. Другое важное обстоятельство — относительно резко выраженная локализованность растительности того типа, которую вообще можно сопоставлять с таковой третичной Арктики, в современную эпоху. Действительно, и на востоке Азии и на востоке Северной Америки смешанные и широколиственные леса «третичного» типа занимают пространства довольно ограниченные по сравнению с размерами соответствующих материков, и не выходят за пределы областей с отчетливо выраженным муссонным режимом. Еще уже ограничены обладающие типичным циклоническим режимом районы западного побережья как Северной, так и Южной Америки, особенности климата которых стоят в прямой зависимости от местных сочетаний режима ветров и рельефа страны. Но главное, что должно быть оттенено в отношении всех соответствующих областей (независимо от того, что некоторые основные черты климата притихоокеанских районов обеих Америк противоположны таковым востока Северной Америки и востока Азии), это—определяющая роль элементов, не носящих в основном зонального характера: мы имеем дело не с определенными зональными типами климата и растительности, но с такими локальными видоизменениями последних, в которых роль местных соотношений между морем и сушей в значительной мере затемняет таковую общеземных факторов. Подобные условия, в той конкретной форме, в которой мы их наблюдаем, могут быть условиями лишь меньшей части поверхности соответствующих общеземных климатических (и растительных) зон.

Напротив, все то, что мы знаем о флорах третичного времени, свидетельствует, что флоры, за которыми укоренилось обозначение «арктотретичных» (или флоры тургайского типа, в смысле Криштофовича — 1930, 1933), пользовались исключительно широким распространением и соответствующие типы растительности занимали пространственно преобладающее положение на севере и северо-востоке Евразии и на севере Америки. И если может быть спор о том, как были ориентированы растительные зоны в разные эпохи третичного периода (в смысле согласия или несогласия этой ориентировки с современным направлением зональных границ), то положение, что в лице «тургайских» флор мы имеем дело с зональным типом флор соответствующего времени, должно быть принято как бесспорное. Условия, благоприятствовавшие развитию растительности, образованной компонентами этих флор, должны были быть, следовательно, зональными условиями на определенной, весьма обширной части земной поверхности, и самый тип растительности был, очевидно, типом зональным, значение которого в сложении растительного покрова Земли тех времен было не меньшим (повидимому, даже значительно бо́льшим), чем значение тайги в современную эпоху.

Это положение, так легко выводимое из широко известных фитопалеонтологических данных, не привлекало к себе должного внимания исследователей. А между тем оно имеет глубочайшее палеоклиматологическое значение. Ибо никакая гипотеза, трактующая о перемещении растительных зон (и обусловливающих их климатических поясов), не в состоянии объяснить, каким образом могли сложиться условия, при которых обширнейшие пространства земной поверхности входили в состав зоны, в современных условиях вообще несуществующей. Между тем существование зоны смешанных, хвойно-широколиственных лесов на севере земного шара, по меньшей мере с эоцена до плиоцена, является, в сущности, столь же очевидным, как тот факт, что современные аналоги соответствующего типа растительности подобной зоны не образуют.

В этой связи следует обратить внимание и на те показатели зональной дифференцировки растительности, которые можно усмотреть, на основании фитопалеонтологических данных, в пределах намеченной выше зоны. Это относится, прежде всего, к собственно арктотретичным флорам (гренландская провинция Криштофовича), единообразие и значительная самобытность облика которых подсказывает мысль, что мы имеем в лице слагавшейся их компонентами растительности частный зональный тип растительности зоны смешанных хвойно-широколиственных лесов третичного времени. При этом, как мы уже отмечали, некоторые своеобразные черты арктотретичных флор (например подчеркнутая крупнолиственность многих листопадных древесных пород), выделяя их в ряду флор им современных, в еще большей степени оттеняет неполноту их сходства с какими бы то ни было современными флорами «третичного» типа.

Все это, вместе взятое, подсказывает, что своеобразные, неповторимые в ряде ярких своих черт, третичные флоры Арктики существовали при условиях, принципиально отличных не только от современных условий Арктики, но и вообще от условий современной эпохи. И задачей исследователя является, таким образом, не отыскание таких современных областей, в которых климатические условия, господствовавшие в Арктике в третичное время, повторялись бы, а выяснение — почему в настоящее время таких условий нигде на Земле не существует.

Каковы же могли быть эти условия, и какого характера и масштаба изменения их должны были произойти в Арктике для того, чтобы эти условия сменились современными?

[1] Речь идет именно об определенном типе (в экологобиологическом смысле), а не о видовом составе эдификаторов флор, изменение какового в слишком большой степени является функцией времени и, в нашем случае, не могло не быть весьма значительным.

Оговоримся, что мы заранее отвергаем попытки сразу характеризовать климаты третичной Арктики какими-либо средними цифрами, поскольку сходные среднегодовые показатели могут получаться как результат сочетания весьма различных конкретных величин, которые, в большинстве случаев, и играют основную роль в определении характера растительности [1].

Единственным приемлемым путем является намечение в первую очередь тех реальных элементов климата, влиянию которых подвергалась определенного типа растительность, а затем уже — выведение тех возможных среднегодовых показателей, которые должны были ими обусловливаться.

Палеоботанические данные не оставляют сомнений в том, что третичные флоры Арктики существовали в условиях умеренного климата, благоприятствовавшего развитию весьма богатой древесной растительности, слагавшейся из разнообразных листопадных широколиственных пород и ряда хвойных, в основном не отличавшихся большой холодостойкостью. Климат этот должен был характеризоваться достаточно продолжительным и устойчивым летом. Период со средними температурами не ниже +5° должен был быть не короче 5 месяцев, причем не менее длительным был, очевидно, и безморозный период. В то же время нам нет необходимости предполагать, что температуры самых теплых месяцев были особенно высоки. Допустить, что они достигали уровня +15—20° вполне достаточно. Напротив, мы можем утверждать, что даже значительно более высокие температуры середины лета не смогли бы обеспечить развитие той же растительности при меньшей длительности теплого (с температурами выше +5° в среднем) времени года, а главное — меньшей его устойчивости как периода безморозного.

Что касается зимних температур, то они безусловно должны были быть лишь умеренно низки. Средние температуры самых холодных месяцев едва ли были ниже —5°, а для более южных вариантов арктотретичных флор (Гренландия, Исландия) вероятно были и того умереннее. Главное же, очевидно,— зимы были лишены периодов особенно сильного понижения температур, которые должны бы были отражаться на многих растениях, входивших в состав этих флор, особенно губительно.

Отсутствие резких скачков температур как в течение суток, так и при переходах от холодного времени года к теплому и обратно,— обстоятельство весьма вероятное для пространств, приморское расположение которых едва ли может вызывать сомнение,— могло быть дополнительным фактором, благоприятствовавшим процветанию растительности третичной Арктики.

При этих условиях, средние годовые температуры большей части районов распространения третичных арктических флор могли держаться на уровне от +5° до +8°, повышаясь несколько в Гренландии и Исландии, однако едва ли достигая +10° и более [2].

Богатство древесной растительности третичной Арктики может считаться очевидным признаком относительного обилия осадков, причем более вероятно, что распределение их по сезонам было относительно равномерным. Во всяком случае, достаточно обильным летним осадкам должны были противопоставляться и не слишком скудные зимние, причем выпадение значительной части их в форме снега не только не противоречит природе компонентов арктотретичных флор, но могло даже благоприятствовать защите более чутких из них (в частности — молодых особей) от вредного влияния хотя бы и умеренных, но, очевидно, все же господствовавших в течение некоторой части года отрицательных температур. Годовую сумму осадков можно вероятно определить цифрами порядка 800—1000 мм

[1] Положение это легко иллюстрировать несколькими примерами. Так, Ивигтут на юго-западе Гренландии (61°12′ с. ш.), Вардё на северо-востоке Норвегии (70°22′) — с их субарктической тундровой растительностью, Архангельск (64°34′), расположенный среди хвойных лесов и болот северо-таежной подзоны, Барнаул (52°23′) — среди сибирской лесостепи и Хабаровск (48°30′) — в области смешанных лесов Приамурья, обладают почти одинаковыми среднегодовыми температурами, близкими к 0°. Среднегодовые температуры порядка +4—5° будут одинаково характерны для юга Исландии и для южных частей советского Приморья (напр. Владивосток), столь несходных в отношении их ландшафта и широтного положения. И даже если бы мы попытались сравнивать лишь точки, обладающие не только сходными среднегодовыми температурами, но и годовыми суммами осадков, это не освободило бы нас от сближения друг с другом районов, климаты которых по существу глубоко различны. Например, такие пункты, как Генуя и Шанхай, обладают почти совпадающими среднегодовыми температурами и годовыми суммами осадков (+15.9° и 1309 мм для первой, +15.2° и 1169 мм — для второго). Однако в первом случае мы имеем дело с умеренно жарким, но сухим летом, при весьма мягкой, богатой осадками зиме, обеспечивающей возможность зимовки субтропических вечнозеленых деревьев. Во втором случае весьма жаркому и богатому осадками лету, столь характерному для областей муссонного климата, противостоит зима сухая и довольно холодная, а главное, не лишенная резких понижений температуры, падающей временами до —20° и ниже. Сообщения о тех бедствиях, которые испытывает бездомная шанхайская беднота вследствие ночных морозов, каждую зиму достаточно ярко напоминают об этом. И ясно, что растительность среднего Китая не может носить субтропических черт, характерных для Итальянской Ривьеры, хотя Шанхай, как и вся долина Янтсе, и расположен на целый десяток градусов южнее ее, а летнее тепло, необходимое для процветания субтропических (и даже тропических) растений, имеется здесь в избытке.

[2] Нельзя не отметить большого сходства цифр, получаемых нами, с величинами, намеченными в классических работах Геера.

причем отклонения в сторону превышения этих цифр могли не играть большой роли в смысле изменения облика растительности.

Сопоставляя эти выводы с известными данными о современных климатах Земли, мы видим, что более или менее полных аналогов их в настоящее время не существует. И в еще большей степени мы можем подчеркнуть, что ни один из известных современных зональных типов климата подобными особенностями и подавно не обладает.

Что касается до масштаба тех изменений, которые должны были произойти со времени существования третичных флор Арктики в отдельных районах нашей области, то повышение летних температур на 12—15° по сравнению с современными представляется для любого из этих районов достаточным и, вместе с тем, не избыточным. Повышение зимних температур в тех же пределах достаточно для Гренландии и Шпицбергена[1]. В Исландии оно должно было быть очевидно значительно меньше. Для Земли Гриннеля и Новосибирских островов, напротив, приходится допустить потепление зим (по сравнению с современными) много более значительное — для самого холодного времени как минимум на 25°, а может быть и больше.

Сообразно с этим, и среднегодовые температуры должны были измениться в разных частях Арктики не одинаково. Для Шпицбергена или Диско (Гренландия) вероятно их повышение примерно на 12°, на Новосибирских же островах и Земле Гриннеля оно должно было составить до 25°.

Таким образом, общее изменение температурного режима Арктики, происшедшее с эоцена до наших дней, должно было быть весьма значительно. Но при этом изменение это не было равномерным, будучи более резким в восточных частях евразийской, средних и западных частях американской Арктики, т. е. в районах, характеризующихся в настоящее время наибольшей выраженностью континентальных черт климата. Следовательно, кроме общего потепления нашей области в целом, тогда должно было иметь место значительное выравнивание противоположностей между климатами океанического и континентального типа, характерными для отдельных его районов[2].

Таким образом, если мы склонны видеть в третичной растительности Арктики один из зональных вариантов смешанных (хвойно-широколиственных) лесов раннетретичного времени, то и на климаты районов развития этой растительности очевидно можно смотреть как на климаты единого зонального типа. При этом единообразие климатов третичной Арктики должно было быть значительно бо́льшим по сравнению с Арктикой современной, за счет смягчения противоположностей, существующих в настоящее время между климатами отдельных секторов Арктики[3].

Но все это, конечно, легче понять исходя из допущения, что изменения климатов, происшедшие с эоцена до наших дней, были обусловлены (в основном) какими-либо общеземными причинами, нежели предполагая, что большее единообразие климатов отдельных районов Арктики, по сравнению с имеющим место в настоящее время, было вызвано таким смещением соответствующих частей суши в умеренные широты, при котором они неизбежно должны бы были занять резко разноширотное положение.

Попытка непосредственной реконструкции климатических условий третичной Арктики приводит нас, таким образом, к выводу, в принципе совпадающему с тем, к которому мы пришли раньше, на основе сопоставления третичных флор крайнего Севера с их современными аналогами.

Какова же природа и каковы вероятные причины тех общеклиматических изменений, наличие которых нам представляется необходимым допустить как условие для понимания природы третичных флор Арктики?

Возможно ли, в частности, допустить, что зональные изменения климатов на севере земного шара были в раннетретичное время выражены столь слабо, что существование умеренного климата в высоких (70—80°) широтах могло совмещаться с господством умеренного же температурного режима в пределах современного умеренного пояса.

Мы видели уже, что палеоботанические предпосылки допущения такого положения применительно к миоцену оказались несостоятельными, и более разностороннее знакомство

---

[1] Возможность необходимого увеличения сумм осадков при намеченных изменениях температурного режима не вызывает сомнений, почему на нем мы и не останавливаемся.

[2] Говоря о «потеплении», «выравнивании противоположностей» и т. п. по сравнению с современными условиями, мы выражаем нашу мысль лишь образно. Ибо, рассматривая явления в их действительной исторической последовательности, мы должны были бы говорить о похолодании, о заострении противоположностей между отдельными типами климатов, происшедшем с эоцена до наших дней.

[3] То, что эти значительные различия не нарушают большого единообразия зональных типов растительности современной Арктики, вполне естественно, поскольку они проявляются прежде всего в различии зимних температур, не имеющих решающего значения для развития тех жизненных форм растений, с которыми мы в ней встречаемся. Напротив, древесные породы третичной Арктики должны были реагировать на зимние условия весьма чутко, и допустить наличие особенно резкой незональной дифференцировки зимних температур в третичной Арктике мы, очевидно, не можем. Ибо одинаково маловероятно, чтобы на Новосибирских островах средние температуры самых холодных месяцев достигали —20°, как и то, что на Шпицбергене положительные температуры господствовали в течение всей зимы. И то и другое допущение явно не сходится с тем, что мы знаем о третичной растительности обоих районов.

с остатками третичных флор всех северных материков указывает, что зональность в распределении растительности и в третичное время была на севере земного шара в общем хорошо выражена. Вместе с тем нельзя не напомнить, что мнение об относительной молодости зональной дифференцировки растительности и климатов Земли опиралось и на ошибочные теоретические представления. В основе его лежало предположение о неизбежности постепенного изменения климатов Земли в сторону похолодания, вследствие общего постепенного остывания земного шара. В таком случае роль внутреннего тепла Земли в определении климатических условий на ее поверхности становилась бы все меньше и, сообразно с этим, имело бы место не только общее изменение климатов в сторону похолодания, но и постепенное увеличение резкости зональной дифференцировки климатов, соответственно усилению определяющей их сущность роли тепла, получаемого поверхностью Земли от Солнца.

Но в настоящее время мы знаем, что роль внутреннего тепла Земли в определении температур, господствующих на ее поверхности, по сравнению с количеством тепла, получаемого от Солнца, совершенно ничтожна. Настолько ничтожна, что практически мы можем, при рассуждениях на климатологические темы, просто не принимать во внимание первую величину. В то же время данные исторической геологии (например признаки оледенений, имевших место на Земле в палеозойской эре) показывают, что общего, единообразно идущего процесса охлаждения земной атмосферы в пределах поддающегося изучению геологического прошлого нельзя констатировать и что даже в очень отдаленном прошлом отдельные области Земли обладали уже климатами, достаточно холодными (в вполне современном смысле.) Поэтому едва ли есть основания для предположения, что на протяжении третичного периода изменения температурных условий, связанные с потерей Землею ее внутреннего тепла, могли быть настолько значительны, чтобы оправдать учет их при палеоклиматологических реконструкциях. Тем более лишается смысла любая попытка усматривать во внутреннем тепле Земли мощный климатический фактор, уравновешивающий зональную дифференцировку климатов, обусловленную космическими причинами.

При подавляющей роли солнечного тепла в определении температурного режима поверхности Земли, представляется совершенно очевидным, что наличие солярной зональности климатов, как следствия неравенства количеств тепла, получаемого ею в разных широтах, должно представлять нечто устойчивое, присущее всем эпохам. Но это вовсе не значит, что и конкретное выражение этой зональности должно было быть в различные эпохи и периоды одинаковым. Напротив, оно должно было подвергаться на протяжении истории Земли более или менее значительным изменениям, как вследствие космических (изменения интенсивности солнечной радиации), так и земных (изменения химического состава и физических свойств атмосферы, соотношений между морем и сушей и т. п.) причин.

Однако не все элементы климатов могли подвергаться изменениям в одинаковой мере, и, в частности, некоторые соотношения между климатами различных зон, как и определенные закономерности местных видоизменений климатов в каждой из них, должны были отличаться относительным постоянством.

Бесспорно наиболее постоянными чертами, определяющими существо климатов Земли, являлись, во-первых, общее понижение температур от экватора к полюсам и, во-вторых, общие законы циркуляции атмосферы, порождаемые: неравенством температур экваториальных и полярных областей; наклоном эклиптики; вращением Земли с запада на восток. И как бы ни были велики изменения земных и космических факторов, непосредственно определяющих природу климатов Земли, те их черты, которые обусловлены постоянным действием указанных основных законов, всегда должны были проявляться в них, хотя бы и меняя формы своего проявления.

Следствием этих законов является, прежде всего, наличие:

1) экваториального пояса, характеризующегося устойчивыми высокими температурами[1], слабой дифференцированностью времен года, относительным обилием осадков (выпадение осадков, благодаря приносу паров пассатами, перевешивает местное испарение);

2) притропических аридных зон, являющихся противоположным отражением пассатного режима (унос испарений пассатами в сторону экватора; вследствие этого резкий дефицит осадков по сравнению с интенсивным испарением);

3) более или менее отчетливо выраженных противоположностей между теплым и холодным временами года во внетропических зонах;

4) увеличения количества осадков за внешними (по отношению к экватору) пределами пассатных зон (т. е., практически, начиная с некоторого расстояния за тропиками) вследствие снятия основной причины, порождающей дефицит их в притропических зонах;

5) высокоширотных циклонических зон, характеризующихся, в общем, значительной ветренностью, относительным обилием осадков, преобладанием переноса масс воздуха с запада на восток над таковым в противоположном направлении;

6) полярных областей, характеризующихся резкими противоположностями между временами года не только по признаку температуры, но и по световому режиму (теплый сезон является одновременно и светлым, холодный одновременно — темным), при одновременном сглаживании (до полного снятия) противоположностей между днем и ночью как частями суток.

[1] Как здесь, так и во всех других случаях, говоря о температурах высоких или низких, обильных или скудных осадках и т. п., мы имеем в виду не те или иные абсолютные величины, их характеризующие, а относительную высоту их по сравнению с соответствующими величинами, наблюдаемыми в других областях.

Все эти закономерности являются, так сказать, о б я з а т е л ь н ы м и — долженствующими проявляться во все периоды и эпохи, поскольку факторы, их обусловливающие, действуют постоянно и независимо от тех частных изменений, которые происходят как на Земле, так и во Вселенной в различные периоды.

Реальное проявление этих закономерностей в значительной мере зависит от чисто земных факторов, часть которых, в свою очередь, отличается относительным постоянством. Таковы: наличие материков и океанов, а следовательно и климатических противоречий между ними, порождаемых неодинаковостью свойств поверхности воды и суши в отношении поглощения и излучения тепла, а также испарения; наличие более или менее выраженного рельефа материков, влияющего на режим ветров, осадков и другие черты климата, в частности — то благоприятствуя, то препятствуя распространению климатического влияния морей на смежную сушу.

Сообразно с этим во все периоды истории Земли должны наблюдаться различия между климатами морскими и континентальными, противоположные черты которых могут быть выражены с большей или меньшей резкостью в различных широтах; климатические противоречия между материками и океанами должны в определенных случаях (при расположении обширной суши вне экваториальной зоны собственно) разрешаться в форме муссонов; должны иметь место существенные различия между западными и восточными окраинами материков, особенно в умеренных широтах, причем различия эти будут выражены, прежде всего, в большем распространении влияния моря на западные окраины материков в циклонических зонах и в более благоприятных предпосылках для установления муссонного режима на восточных окраинах материков.

Напротив, меньшим постоянством (вследствие непостоянства соответствующих земных условий) должны отличаться все черты климатов, связанные с конкретными элементами рельефа, с частными изменениями соотношений между морем и сушей и т. п.

Судить о том, в какой степени факторы, значение которых более или менее преходяще, могли влиять на конкретные проявления климатических закономерностей более общего (в смысле их устойчивости во времени) характера, мы можем в меру того, насколько нам известна геологическая история определенных частей Земли, в частности — ход изменений соотношений между океанами и материками и изменений в рельефе последних[1].

Весьма существенным, но наиболее трудно поддающимся учету климатическим фактором должен являться химический состав атмосферы, который едва ли может рассматриваться как нечто вполне постоянное. В частности, едва ли можно сомневаться в существовании вековых колебаний содержания в атмосфере углекислого газа, которые должны бы были отражаться как на ее термике (бо́льшая теплоемкость и замедленная теплоотдача при повышенном содержании CO_2, противоположные свойства — при пониженном), так и непосредственно на интенсивности жизнедеятельности растений.

С этими моментами мы безусловно должны считаться, в частности при анализе условий раннетретичного времени, поскольку чрезвычайная интенсивность угленакопления, имевшая место в течение значительной части третичного периода (ср. Степанов, 1939), не могла не сопровождаться изъятием из атмосферы колоссальных масс углерода и, следовательно, постепенным обеднением ее в отношении содержания CO_2.

За счет этого изменения безусловно могло произойти некоторое общее охлаждение атмосферы и некоторое увеличение резкости колебаний температур, вследствие увеличения потерь тепла в течение ночи, а в высоких широтах — в течение всего темного времени года. Изменения эти (масштабы коих мы лишены возможности определить даже приближенно) должны были носить общеземной характер. Но, поскольку — вследствие большой дифференцированности по временам года теплового баланса внетропических стран — облегчение потери тепла должно было в большей степени отразиться на колебаниях температур именно в последних, уменьшение содержания CO_2 в атмосфере могло найти отражение и в некотором увеличении резкости зональной дифференцировки климатов во внетропических широтах[2].

---

[1] Поэтому, например, мы с большой долей уверенности (исходя из бесспорной древности Азиатского материка как обширной суши, расположенной в общем к западу и северо-западу от Тихого океана, и столь же бесспорной древности последнего как обширнейшего водного пространства земного шара) можем говорить об относительной устойчивости муссонного режима на востоке Азии, на протяжении длинного ряда периодов. Напротив, столь же очевидно, что подобный режим не мог иметь места на Тихоокеанском побережье Северной Америки, где естественно ожидать (фактически это и наблюдается в современную эпоху), с одной стороны, яркого проявления обусловленной пассатами притропической аридной зоны даже в непосредственной близости к побережью, а с другой, в более высоких широтах — интенсивнейшего влияния океана на климат прибрежной части материка, в связи с циклоническими явлениями.

В то же время локализованность области интенсивного влияния Тихого океана на климат умеренной части С. Америки представляет, очевидно, нечто менее древнее и в принципе более преходящее, поскольку она стоит в прямой зависимости от направления и высоты горных цепей Кордильерской системы, некоторые существенные элементы которой орографически определились лишь в недавнем геологическом прошлом и специфичны для определенного периода.

[2] В то же время изменения климатов, связанные с возможными колебаниями содержания CO_2 в атмосфере, должны были затронуть в большей степени (вследствие неизбежного сосредоточения CO_2 преимущественно в нижних слоях атмосферы) климаты неизменных

Однако если с возможностью такого изменения земных (атмосферных) условий и могут быть связаны некоторые общие изменения климатов (и растительности) Земли в течение третичного периода, то коренные изменения картины зонального распределения растительности, наличие которых в пределах этого времени несомненно, мы объяснить только на этой основе не можем. В частности, мы не должны упускать из виду, что наличие на севере земного шара обширной зоны умеренно-холодостойких и относительно влаголюбивых хвойно-широколиственных лесов предполагает значительное (по сравнению с современными условиями) изменение не только температур, но и количества осадков.

Поэтому основную причину происшедших с раннетретичного времени до начала четвертичного периода изменений в растительном покрове северных материков мы должны искать в таких факторах, которые могли вызвать одновременное и согласованное изменение как температурного режима, так и распределения (и количества) атмосферных осадков.

Этому требованию отвечают, повидимому, лишь вековые изменения интенсивности солнечной радиации, или точнее, изменения количества тепла, получаемого поверхностью Земли от Солнца.

Изменения эти, не нарушая основных принципов зональной дифференцировки климатов Земли, должны сопровождаться глубоким и всесторонним изменением конкретных климатических условий во всех частях земной поверхности, обусловливая те реальные формы, в которых проявляется в каждую данную эпоху солярная зональность климатов. Решающее значение имеет при этом неравномерность изменения отдельных элементов климата в зависимости от меняющейся интенсивности солнечной радиации[1].

При увеличении интенсивности солнечной радиации приток тепла увеличивается на всей поверхности Земли. Но при этом увеличение его у экватора более значительно, чем у полюсов. Следствием этого является усиление термических противоречий между экваториальными и полярными областями и, соответственно, — усиление общей циркуляции атмосферы. В тропических широтах оно должно находить отражение в форме усиления пассатов, в высоких — усиления циклонической деятельности.

Значительная часть «избыточного» тепла, получаемого поверхностью Земли при усилении солнечной радиации, реализуется в форме усиленного испарения, интенсивного образования облаков и соответствующего увеличения общей массы осадков, выпадающих на земной поверхности. Поэтому общее повышение температур, фактически наблюдаемых на Земле, должно быть менее значительно, чем порождающее его изменение космического фактора (солнечной радиации). Напротив, испарение и количество осадков увеличиваются непропорционально повышению температур. Поэтому (при прочих равных условиях) количество осадков, соответствующее определенному уровню температур, становится в эпохи усиления радиации более высоким, и они приобретают характер плювиальных эпох.

Усиленная циркуляция атмосферы благоприятствует распространению влияния океанов на климаты материков, что, с одной стороны, способствует еще большему увеличению количества осадков, выпадающих на сушу, а с другой — обусловливает некоторое выравнивание противоположностей между морскими и континентальными климатами в пределах каждой зоны.

Сообразно с этим, зональная дифференцированность климатов Земли в целом должна проявляться весьма отчетливо[2]. Напротив, в пределах каждой зоны условия в некоторой степени унифицируются, нарушения «нормальной» зональности смягчаются.

Наоборот, при понижении интенсивности солнечной радиации, не только будет понижаться общий приток тепла к поверхности Земли, но будет уменьшаться и разница в количествах тепла, получаемого ею у экватора и у полюсов. Следствием этого будет, прежде всего, ослабление общей циркуляции атмосферы. Интенсивность испарения значительно снизится, как и количество выпадающих осадков, причем сокращение массы последних будет более резким, чем снижение фактических температур, наблюдаемых на земной поверхности, поскольку сокращение расхода тепла на испарение и поглощения лучей облаками вызовет некоторое повышение тепловой эффективности солнечных лучей у поверхности Земли. Ослабление общей циркуляции атмосферы отразится некоторым смягчением зональной дифференцированности климатов. В то же время, ограничивая распространение климатического влияния океанов на материки, оно будет способствовать заострению противоречий между климатами морскими и континентальными. В противовес ослаблению роли зональных факторов, экстразональные факторы приобретут в определении конкретной кар-

---

областей по сравнению с высокогорными. Поэтому углублению термических различий между отдельными зонами (при уменьшении содержания CO_2 в атмосфере) могло противополагаться некоторое смягчение вертикальной дифференцировки климатов в пределах каждой из них.

[1] Закономерности изменения главнейших черт климатов Земли в зависимости от изменений интенсивности солнечной радиации прекрасно обрисованы в ряде теоретических работ Симпсона (Simpson), посвященных в основном выяснению климатических первопричин оледенения (ср. список литературы в конце настоящей работы). Теоретические положения общего характера особенно ярко изложены в вводной части «Discussion on Geological Climates...» (1930) и в статье «Ice Ages» (1938).

[2] Это относится прежде всего к главнейшим, крупным климатическим зонам. Положение это нельзя механически распространять на зональные изменения климатов в деталях, на которых часто сказываются и воздействия не общеземного порядка. Тем более было бы неосторожно перенести представление об общей зональной дифференциации климатов на детали отражения их изменения зональными изменениями растительности.

зоны климатов отдельных стран большее значение, а обусловленные ими черты климатов займут относительно видное место по сравнению с зонально-обусловленными.

Из сказанного достаточно определенно вытекает, что изменение картины зональности климатов и растительности, обусловленные изменениями количества тепла, получаемого Землею от Солнца, не могут сводиться к простому смещению климатических и растительных зон в более высокие или более низкие широты. Лишь местные изменения широтного положения отдельных зональных границ могут не сопровождаться изменением внутренней природы каждой из разделяемых ими зон. Все же более широкие изменения картины зональности климатов и растительности, обусловленные факторами, влияющими на всю Землю, должны выражаться прежде всего в изменении самого существа зон, в наличии которых находит в каждую данную эпоху свое конкретное выражение всегда присущая климатам и растительности Земли зональная дифференцировка.

Поэтому, если такие изменения и будут находить отражение в перемещении тех или иных критических линий, которым мы придаем в современных условиях значение границ между определенными зонами, мы не должны упускать из виду, что и реальное содержание разграничиваемых ими зональных образований также не остается неизменным; что, следовательно, мы имеем дело со смещенной в определенную сторону границей двух зон, соответствующих двум современным зонам, но не абсолютно тождественных им по своему внутреннему содержанию.

При этом, климатические и ботанические показатели, характерные в настоящее время для отдельных зон, могут становиться в условиях другой эпохи характерными для других зон, не нарушая этим, однако, иных, более устойчивых их специфических особенностей. На практике, мы нередко склонны придавать преувеличенное значение тем абсолютным величинам, которыми характеризуются климаты определенных зон в настоящее время, упуская из виду, что наиболее существенным и устойчивым моментом солярной зональности климатов является наличие определенных соотношений между климатами разных широтных поясов и между отдельными элементами климата в каждом из них. В зависимости от изменения количества тепла, получаемого Землею от Солнца, в каждую данную эпоху абсолютная (количественная) характеристика климатов каждого пояса может значительно изменяться; однако это не приведет их к переходу в другие зональные типы климатов, поскольку черты их, непосредственно связанные с географической широтой (например дифференцированность или недифференцированность теплого и холодного сезона, сезонные изменения длительности дня и ночи и пр.) не будут подвержены изменениям, а главное — существо соотношений между климатами различных поясов останется в принципе почти неизменным [1].

Все сказанное полностью относится, разумеется, и к зональным изменениям растительности: они заключались не столь в широких смещениях отдельных ныне существующих зон и границ между ними, сколь в общем изменении существа растительности каждого климатического пояса, в соответствии с теми формами, которые принимали их климаты в определенные эпохи, в зависимости от изменения интенсивности солнечной радиации.

Так, например, потепление области Средиземного моря в среднем на 6—10° привело бы к тому, что многие типы растений, рассматриваемые нами как эдификаторы тропической растительности (различные пальмы, например), распространение которых к северу ныне лимитируется низкими температурами холодного времени года, получили бы широкое распространение в субтропических широтах и даже могли бы продвинуться несколько севернее. Однако это не означало бы, что растительность субтропических стран приобрела бы характер современной тропической во всех ее чертах, ибо характерные для субтропиков сезонные явления (засушливость лета при относительном обилии зимних осадков, отчетливая дифференцировка теплого и холодного сезонов по температурам) сохранили бы полностью свое значение.

[1] Поэтому, например, если нам нетрудно представить себе такое общее потепление, при котором в области Средиземного моря установились бы среднегодовые температуры порядка 25—26°, характерные для современных экваториальных областей (для чего потребовалось бы общее повышение температур на 6—10° против современных), то такое изменение вовсе не повлекло бы за собою ни установления в Средиземноморье климата экваториального типа, ни смещения к северу тех условий, которые соответствуют годовой изотерме + 25° в пустынной области Северной Африки. Напротив, все те черты субтропического климата, которыми характеризуются страны, тяготеющие к Средиземному морю (умеренная, но ясная дифференцировка теплого и холодного времен года, преобладание зимних осадков, жаркое и засушливое лето и т. п.) очевидно сохранились бы в основном без изменений, как сохранился бы и характер переходов к более сухому и знойному климату аридной зоны на юге и к более равномерновлажному и более холодному — на севере рассматриваемой области.

В то же время одновременное повышение температур в среднем также на 6—10° в экваториальном поясе, хотя бы и сделало экваториальные климаты соответствующей эпохи мало похожими на современные по абсолютным показателям, характеризующим их термику, но не лишило бы их ни глубокого сходства с таковыми по таким признакам, как относительное обилие осадков, малая годовая амплитуда температур, а главное — того положения, по отношению к другим климатам земного шара, которое характеризует экваториальные климаты.

Точно так же и изменения растительности, происходящие в высоких широтах, не могут быть сведены к изменениям пространственных отношений между существующими зонами или — упрощенно — к простому их смещению в северном или южном направлениях. В частности, если общее повышение температур (сопровождаемое соответствующим повышением количества осадков и изменением соотношений между морскими и континентальными климатами в сторону некоторого смягчения противоречий между ними) должно отражаться некоторым общим смещением к северу полярного предела древесной растительности, то было бы неправильно механически переносить на этот смещенный предел наше представление о современной границе тайги и тундры, поскольку самое содержание этих зональных типов растительности в измененной общеклиматической обстановке не могло бы вполне соответствовать современному.

Изменения климатических условий в умеренных широтах должны были повлекать, прежде всего, глубокие изменения характера древесной растительности, им свойственной, отражение чего мы и можем усматривать в факте существования в третичное время зоны смешанных хвойно-широколиственных лесов, занимавшей весьма обширные пространства на севере Евразии и Америки и находящей в современной растительности земного шара лишь приближенных аналогов в интразональных растительных ландшафтах умеренного пояса.

При этом экспансия (а не смещение) зоны лесов умеренного пояса (в широком смысле) к северу, будучи обусловлена не односторонним изменением температур, а согласованным изменением температур и осадков (и тех и других — в сторону повышения), не только не должна была сопровождаться соответствующим смещением к северу же южных пределов лесов (т. е. северных пределов, обусловленных засушливостью климата безлесных ландшафтов), но, вероятно, сопровождалась одновременной экспансией лесной зоны и у южной ее окраины, прежде всего вследствие ограничения действия тех экстразональных факторов, которыми обусловливается в настоящее время безлесие обширных пространств в глубине материков, вне собственно аридной зоны (т. е. существование зон степной растительности, не имеющих универсального значения для соответствующих широтных поясов).

Применительно к третичному периоду эти теоретические рассуждения находят фактическое подтверждение в известной картине распространения флор тургайского типа, классические местонахождения которых располагаются южнее современного южного предела лесной зоны умеренного пояса, северные же варианты (или флоры другого зонального типа, но тоже типичные лесные флоры) прослеживаются далеко к северу от современного полярного предела древесной растительности.

Вообще, изменения, которые мы имеем в виду, должны были, очевидно, благоприятствовать во всех широтных поясах распространению соответствующих их зональным климатическим условиям типов древесной растительности, соответственно ограничивая распространение безлесных растительных ландшафтов. И только аридные притропические зоны, сухость которых должна была поддерживаться — вопреки общему увеличению массы осадков, выпадающих на Земле, — увеличением интенсивности пассатов, могли обладать на протяжении всех периодов и эпох относительно устойчивыми климатическими условиями, в корне противоречащими возможности существования древесной растительности вне отдельных, узко локализованных, благоприятных для ограниченного числа ее представителей участков (оазисов).

Противоположные по своему направлению изменения климатов, также вызывая смещение отдельных зональных границ в ту или иную сторону, тоже должны были прежде всего изменять существо зон, границы которых подвергались при этом смещению. Безлесные ландшафты должны были приобретать во всех широтных поясах более широкое распространение, области, сплошь покрытые лесами — суживаться, более влаголюбивые и менее стойкие по отношению к колебаниям температур варианты лесов — уступать место отличающимся противоположными свойствами, и т. д.

Сравнивая современную растительность земного шара с раннетретичной, мы и можем проследить на ее примере развитие тех черт, которые соответствуют именно только что намеченному ходу изменений. Во всяком случае (и никакие ссылки на неполноту данных о третичной растительности значительной части поверхности Земли не могут изменить этого общего вывода!), мы видим, что: распространение умеренно-холодостойких и относительно влаголюбивых лесов, занимавших на севере Евразии и Америки положение господствовавшего на громадных пространствах зонального типа растительности, резко сузилось, причем они (в измененной форме, разумеется) нашли приют лишь в нескольких оторванных друг от друга, пространственно ограниченных районах, благоприятных для их сохранения в силу чисто местных видоизменений зональных климатических условий; положение господствующего зонального типа растительности севера заняла тайга — хвойные леса однообразного флористического состава, образованные высокозимостойкими и неприхотливыми, в отношении количества осадков, древесными породами[1]; пространство, занятое лесами уме-

[1] Важно отметить при этом, что зона лесов умеренного пояса на всем протяжении происходивших изменений растительности и условий ее жизни не переставала существовать, меняя свою протяженность (по меридиану), меняя характер преобладающих растительных группировок (т. е. свое конкретное ботаническое содержание), но сохраняя в основном свое расположение (т. е. свою географическую природу). И в этом смысле именно современная тайга (а не более близкие по ботаническому составу смешанные леса муссонных областей) является историческим преемником исчезнувшего зонального типа хвойно-широколиственных лесов третичного времени, заместив их на месте их произрастания как новое

ренного пояса вообще, значительно сузилось (по крайней мере в континентальных по своим климатическим особенностям областях), на юге — вследствие непропорционального падению количества осадков понижения температур, на севере — вследствие такого дефицита тепла, при котором существование древесной растительности вообще стало невозможным: широкое распространение получили в умеренном поясе северного полушария безлесные растительные ландшафты, принявшие форму степей (в их различных вариантах) и занявшие в континентальных областях обширные пространства за пределами сферы влияния пассатов; на крайнем севере развился новый тип ф р и г и д н о г о безлесного (тундрового) ландшафта, сменивший северные варианты лесов за пределом, ограничивающим возможность существования древесных пород; растительность наиболее мягких по своему температурному режиму частей умеренного пояса утратила черты, придававшие ей субтропический (в современном смысле), а отчасти и почти тропический облик; в экваториальных широтах, повидимому, не-лесные растительные формации получили более широкое распространение за счет сокращения площади влажных, термо-гигро (мезо)-фильных вечнозеленых лесов.

На основе всего изложенного мы можем теперь более определенно подойти к выяснению г е о г р а ф и ч е с к о й природы третичных флор Арктики и наметить причины и сущность тех изменений, которые привели к постепенной смене их флорами современного типа.

Теперь, очевидно, что ни одна гипотеза, ставящая во главу угла перемещение существующих климатических поясов и растительных зон и допускающая, в связи с изменением положения полюсов, резкое несоответствие широтного положения местонахождений, повидимому, синхроничных (либо почти синхроничных) арктотретичных флор единообразного зонального облика, не представляет приемлемого пути для истолкования их природы.

Поэтому допущение, что мы имеем дело с остатками растительности, произраставшей некогда в весьма высоких широтах,— сколь бы натянутым и маловероятным ни казалось оно нам с первого взгляда,— является, повидимому, е д и н с т в е н н ы м т е о р е т и ч е с к и м ы с л и м ы м п у т е м, н е и с к л ю ч а ю щ и м в о о б щ е возможности о б ъ я с н е н и я и х п р и р о д ы.

Из непосредственных палеоботанических данных за это говорит единообразие состава третичных флор Арктики и определенное единство облика их компонентов, позволяющее предполагать, что мы имеем дело с остатками флор единого зонального типа (не только в широком смысле, но и более конкретно). Эти факты поддаются объяснению едва ли иначе, как при допущении более или менее единообразного широтного положения всех районов, где обнаружены арктотретичные флоры (собственно), т. е. трактовки последних как флор циркумполярных. Имеющиеся между отдельными флорами различия в деталях их состава хорошо увязываются с этим. В частности, более теплолюбивый характер флоры Диско (Гренландия), по сравнению с таковыми Шпицбергена и Земли Гриннеля, отвечает тому различию в их широтном положении, которое имеет место и теперь.

Не менее важно о т с у т с т в и е таких палеоботанических данных, которые находились бы в прямом противоречии со сделанным допущением. Не только более южные эоценовые и олигоценовые флоры Средней Европы, но также и соответствующего возраста флоры восточной Азии и Америки, хотя и отличаются от арктотретичных в очень различной с т е п е н и, но их отличия единообразны в том отношении, что ни одна из них не может претендовать на признание значения флоры более высокоширотного зонального типа, чем третичные флоры Арктики. Отличия их, все-таки, всегда отличия в сторону соответствия условиям климатов, могущих существовать в более низких широтах.

Отметим, что остатки типичных арктотретичных флор (в узком смысле) не были обнаруживаемы в значительном удалении от берегов арктических морей или связанных с ними водных пространств прошлого. Поэтому, говоря о соответствующей растительности, мы можем смотреть на нее как на тип в ы с о к о ш и р о т н о й р а с т и т е л ь н о с т и п р и м о р с к и х о б л а с т е й.

Естественно, что допустить существование в Арктике — у берегов Полярного бассейна и смежных морей — климатических условий, вкратце характеризованных нами раньше, мы не можем иначе, как допустив в е с ь м а з н а ч и т е л ь н о е о б щ е з е м н о е и з м е н е н и е климатов, т. е. в конечном счете допустить наличие космических причин этого изменения. Мы и склонны делать это, считая, что о с н о в н ы м ф а к т о р о м, о б у с л о в л и в а в ш и м п р о ц в е т а н и е б о г а т о й д р е в е с н о й р а с т и т е л ь н о с т и в в ы с о к и х ш и р о т а х, д о л ж н о б ы л о б ы т ь о б щ е е у с и л е н и е с о л н е ч н о й р а д и а ц и и, или, иными словами, более интенсивный приток солнечного тепла к поверхности Земли в третичное время, по сравнению с современной эпохой.

Мы видели уже, что усилению нагрева Земли лучами Солнца должны были сопутствовать закономерные изменения климатов, проявляющиеся во всех широтных поясах.

В тех широтах, с которыми мы имеем дело, должно было иметь место, кроме общего значительного повышения температур, прежде всего — резкое усиление циклонической деятельности; усиленное испарение, при сосредоточении повышенной массы паров (под влиянием общих законов циркуляции атмосферы) в циклонических зонах, должно было иметь следствием исключительно большую облачность в нашей зоне и соответствующее увеличение количества осадков. Все эти обстоятельства должны были повлечь за собою не только

конкретное ботаническое выражение тех зональных закономерностей, которые в прошлом при других о б щ е з е м н ы х климатических условиях) находили свое выражение в их существовании.

общее изменение высокоширотных климатов, но и смягчение различий между климатами «океанической» и «континентальной» Арктики, как в отношении количества осадков, облачности, ветренности, так и в смысле ограничения возможности развития в отдаленных от Атлантического океана секторах Арктики антициклонических условий, вызывающих их резкое переохлаждение в зимнее время.

Поэтому зимние условия всей Арктики могли быть относительно единообразными, что, как мы видели выше, как раз и требуется для объяснения единообразия растительных остатков, находимых в различных секторах ее.

Влияние моря на сушу, при интенсивности циклонической деятельности и прохождении осей циклонов в основном южнее полярного побережья тогдашних Евразии и Америки, должно было быть весьма интенсивно, хотя может быть и не очень глубоко в смысле проникновения его вглубь материков. Поскольку Полярный бассейн при господствовавших в то время условиях не мог быть ледовитым, влияние его на климат побережий должно было быть типично морским. Летом морские ветры должны были умерять температуры побережий. Но те более резкие явления захолаживания, которые связаны с ветрами, дующими с покрытой льдом поверхности океана в настоящее время, при этом не могли иметь места. Зимние ветры должны были служить одинаково и фактором усиления приноса паров и отепляюще влиять на прибрежные районы, ставя малохолодостойкие растения в более благоприятные условия по сравнению с теми, которые могли господствовать в глубине материка, хотя бы и в более низких широтах. Значительная повсеместно в течение всего года облачность и влажность воздуха имели значение как ограничители испарения и как факторы, умеряющие колебания температур. Суточная кривая температур должна была быть крайне пологой, как вследствие уже указанных сочетаний условий, так и потому, что малая полуденная высота Солнца сочетается в высоких широтах с непрерывностью нахождения его над линией горизонта в течение значительной части лета.

Благодаря в общем высокому уровню летних температур, значительной продолжительности вегетационного периода, мягкости зим, обилию осадков и отсутствию засушливых периодов, мощная древесная растительность должна была иметь весьма благоприятные условия для своего развития. Однако вследствие низкого подъема Солнца над горизонтом, при сильной (обычно, вероятно, сплошной, притом мощной) облачности, растения, несмотря на круглосуточное освещение в течение большей части вегетационного периода, должны были, очевидно, испытывать некоторый недостаток света. Они находились в общем в обстановке, соответствующей нашему представлению о теневых условиях; но последние окружали их повсюду, вне зависимости от частных особенностей местообитания.

Приспособительной реакцией растений на эти особенности условий существования должно было явиться увеличение поверхности листьев, т. е. как раз та самобытная и «необъяснимая» черта многих листопадных древесных пород третичной Арктики, которая отмечается как специфическое отличие арктотретичных флор собственно от других, близких к ним по своему составу флор третичного времени. И нам становится понятным, почему эти черты морфологии листопадных деревьев получили наиболее сильное выражение именно в Арктике, так как в относительно низкоширотных, более континентальных по своим условиям, частях умеренного пояса предпосылки для их развития если и имелись, то в значительно меньшей степени. В то же время другая особенность Арктики — ничтожная суточная амплитуда температур, при достаточно высоком общем их уровне, также должна была отражаться весьма благоприятно на развитии любых крупнолиственных форм. Не следует упускать из вида, что в области, где в течение ряда месяцев солнечное освещение отсутствует вовсе, вегетация растений, даже при высоком среднем уровне температур и очень мягкой зиме, не могла начинаться особенно рано. Практически, она начиналась, очевидно, при почти непрерывном дне. Но если и теперь во многих районах Арктики опасность заморозков среди лета почти отсутствует, то при общем повышенном уровне температур она на протяжении всего вегетационного периода должна была отсутствовать совершенно. Поэтому развитие деревьев с крупной и относительно нежной листвой не могло испытывать здесь тех затруднений, которые испытывают, например, многие древесные породы муссонных областей, подвергающиеся в начале вегетационного периода интенсивному нагреву в течение дня и резкому охлаждению (часто с падением температур значительно ниже 0) в ночные часы. И в этом смысле условия третичной Арктики, хотя и относительно прохладной по сравнению с более южными частями зоны смешанных лесов того времени, являлись оптимальными условиями для развития широколиственных древесных пород.

Таким образом, предположение о приуроченности арктотретичных флор к высоким широтам как-будто расширяет наши возможности в отношении истолкования экологической природы характернейших их компонентов.

Тем не менее, мы не могли бы уверенно отстаивать наши представления в том случае, если принятие нашего толкования третичных арктических флор влекло бы за собою такие допущения в отношении характера растительности остальных частей земного шара, которые не соответствовали бы установленным палеоботаническим фактам. В частности, мы не можем обойти вопроса, почему характер зональных изменений растительности к югу от Арктики в Европе, с одной стороны, и у берегов Тихого океана — с другой, был столь различным, как это фиксируется палеоботаническими данными.

При нашем толковании существа происходящих на Земле климатических изменений, эоценовые флоры средних широт Европы (полтавские флоры Криштофовича) должны были обитать в области, находившейся под интенсивным влиянием Атлантического океана, к каковому добавлялось и влияние Тетиса — гораздо более мощного источника климати-

ческих воздействий, чем современное Средиземное море. Поэтому высоким температурам теплого времени года здесь должна была противостоять теплая же зима, и именно это обстоятельство — отсутствие зимних холодов — должно было определять возможность существования множества вечнозеленых деревьев, придававших флорам полтавского типа черты, сближающие их с современными субтропическими и даже тропическими.

Иные условия должны были господствовать в пределах области развития флор тургайского типа. Бо́льшая континентальность климата северной Азии, очевидно, находила свое выражение прежде всего в относительной холодности зим, которые хотя и были весьма мягкими по сравнению с современными, но все же являлись настоящими зимами — с их морозами, снеговым покровом и другими чертами, нацело исключающими возможность приобретения растительностью тропических черт. Развитие (хотя бы и менее интенсивное, чем теперь) сибирского антициклона обусловливало, очевидно, и бо́льшую морозность сибирских зим по сравнению с арктическими, а в весенние месяцы (при вероятно более раннем, чем в Арктике, наступлении весны) — значительную вероятность повторных переходов температуры через критическую величину (0°) в течение суток уже после того, как вегетация вообще стала возможной. Если учесть также и очевидное уменьшение количества осадков в глубине материка, то природа относительно мелколиственных флор нижнего течения Лены, кажущихся более бедными по сравнению с флорой о. Новая Сибирь, станет понятной без дополнительных пояснений.

Для Дальнего Востока и возможные теоретические соображения и фактические палеоботанические данные одинаково заставляют предполагать отчетливую выраженность муссонного режима в течение всего третичного периода. При наличии его, общее повышение температур во всех широтах должно было найти отражение в известном потеплении всех сезонов. Количество летнего тепла в умеренных широтах восточной Азии скоро бы достигло при этом величин не только достаточных для обеспечения произрастания тропических растений, но даже избыточных[1]; высоким температурам соответствовали бы и достаточно обильные осадки. Однако преобладание токов воздуха с материка к океану в зимние месяцы, порождая понижение облачности, усиленную потерю тепла земной поверхностью, при скудости зимних осадков, должно было иметь следствием достаточно резкую выраженность зимы, как действительно холодного (и относительно сухого) времени года, а в пределах ее — при относительно высоком стоянии солнца днем и сильной потере тепла ночью — к тем резким колебаниям температуры, при которых наличие морозов (хотя бы и непродолжительных, но порою довольно резких) является неизбежностью. Эти условия, весьма ограничивающие продвижение на север вечнозеленых лиственных деревьев на востоке Азии и в настоящее время, должны были иметь то же значение и в прошлом. Поэтому благоприятные черты муссонного климата (жаркое лето, обилие летних осадков) могли быть реализованы только теми компонентами растительности, которые обладают соответствующей выносливостью по отношению к противоположным условиям холодного времени года. А таковыми — в ряду лиственных древесных пород — являются только листопадные формы.

Вследствие этого устойчивость их преобладания в составе растительности умеренной восточной Азии требует для своего объяснения вовсе не допущения малой изменяемости общего уровня температур в этой части Земли, но прежде всего устойчивого существования муссонного режима, обеспечивающего такой характер распределения этих температур (а также и осадков) по временам года, при котором даже значительное общее потепление не в состоянии было бы привести к коренному изменению облика растительности, в смысле обогащения ее тропическими и субтропическими вечнозелеными формами.

Весьма важным для суждения о правильности нашего толкования условий эоценового времени является вопрос о расположении и характере аридных зон. К сожалению, прямые палеоботанические данные, на которые мы могли бы опереться в разрешении этого вопроса, чрезвычайно ограничены. Указания на ксерофилизацию и обеднение растительности, связанные с сухостью климата, можно усмотреть в скудении флор полтавского типа, констатируемом в нижнетретичных отложениях Средней Азии. Показатели относительной ксероморфности усматриваются и в ископаемых флорах Посьетского района на Дальнем Востоке. Но подобные данные слишком отрывочны для того, чтобы строить на их основе широкие предположения. Не является ли самая бедность зоны, простирающейся на 10—15° к северу от тропика Рака, остатками третичных флор косвенным указанием на возможность того, что не только условия образования осадков (преобладание в соответствующих пространствах морских осадков определенных возрастов над континентальными) были неблагоприятны для их консервации, но, может быть, и скудность растительности сыграла в этом отношении определенную роль?

Значительно более веским является, однако, то фактическое положение, что переход от арктотретичных флор до содержащих многочисленные элементы тропического типа флор европейского эоцена (полтавские флоры) совершается целиком через посредство лесных флор различного типа, и мы не находим никаких признаков присутствия безлесных ландшафтов, отграничивавших леса умеренного типа от субтропических и почти тропических. На основании палеоботанических данных мы можем определенно утверждать, что северная притропическая аридная зона в течение всего третичного времени не смещалась к северу от тех пространств, которые она охватывает в настоящее время. Поэтому нам приходится предположить, что флоры полтавского типа существовали под относительно

[1] Не только в южном, но и в среднем Китае летние температуры и в настоящее время выше, чем температуры, характерные для экваториального пояса.

высокими широтами, поскольку мы должны искать им место в пределах пространства к северу от притропической аридной зоны.

Напротив, если бы мы допустили, что Шпицберген, Гренландия и другие районы приатлантической Арктики были смещены к югу на 20° по сравнению с их современным положением, мы, кроме ряда других допущений, должны бы были допустить, что часть Европы, лежащая в наши дни между 40-й и 50-й параллелями, должна бы была занять пространство между 20 и 30° с. ш., т. е. оказаться в пределах притропической аридной зоны, с неизбежными последствиями этого в отношении ее растительности. Это никак не вяжется с теми данными, которыми мы располагаем в отношении третичных флор Средней Европы, Украины и пр. Рассматривая их не оторванно от других данных, мы вынуждены признать, что характер их говорит не в пользу, а против допущения, что широтное положение стран, примыкающих к северной половине Атлантического океана, подвергалось в течение третичного периода сколько-нибудь значительным изменениям.

Итак, мы не видим более оснований для того, чтобы оспаривать возможность существования третичных флор Арктики, синхронных им внеарктических флор и всех флор, относящихся к более поздним эпохам третичного периода, под теми широтами, под которыми мы находим в наши дни их остатки. И мы не видим никаких оснований для того, чтобы пытаться отвергать наличие весьма глубоких общеземных изменений климатов, происшедших с эоцена до наших дней, поскольку имеющиеся гипотезы, представлявшие попытку обойтись без такого допущения, заменив его допущением смещения зон в связи с перемещением полюсов, не в состоянии объяснить природы флор третичного времени и завлекают нас, при их последовательном развитии, в неразрешимые противоречия с фактами.

Оговоримся, что мы не придаем нашим конкретным выводам значения окончательных, скорее лишь наметив определенный путь разрешения одной из существенных палеоклиматологических и палеофитогеографических проблем. Тем более мы вовсе не претендуем на общее решение вопроса о возможности или невозможности перемещения полюсов и порождаемых им явлений. И если мы заняли в данной работе вполне определенную позицию по отношению к соответствующим теориям, то это является не следствием нашего присоединения к той или иной геофизической концепции, но лишь отражением того, что для объяснения тех конкретных явлений прошлого Земли, которыми мы занимаемся, выдвижение и развитие указанных теорий и гипотез не является оправданным.

Северная база Академии Наук СССР
Архангельск

Литература

Криштофович А. Н. (1930). Основные черты развития третичной флоры Азии. Изв. Гл. Бот. сада, XXIX, ?—4.— Криштофович А. Н. (1933). Курс палеоботаники.— Стефанов П. И. (1939). Очередные задачи науки в области изучения и использования ископаемых углей СССР. Вестн. Акад. Наук СССР, 1939, № 6, стр. 16—26.— Толль Э. (1899). Очерк геологии Новосибирских островов и важнейшие задачи исследования полярных стран. Зап. Акад. Наук, VIII сер., т. IX, № 1 — Heer O. (1868—1880). Flora fossilis arctica. I—VII.— Heer O. (1859). Flora fossilis alaskana. Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 8, № 4.— Heer O. (1870). Die miocene Flora und Fauna Spitzbergens. Kgl. Sv. Vet.-Akad. Handl., Bd. 8, № 7.— Heer O. (1874). Nachträge zur miocenen Flora Grönlands. Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 13, № 2.— Heer O. (1876). Beiträge zur fossilen Flora Spitzbergens. Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 14, № 5.— Heer O. (1880). Nachträge zur fossilen Flora Grönlands. Kgl. Sv. Vet. Akad. Handl. Bd. 18. № 2.— Koeppen W. und Wegener A. (1924). Die Klimate der geologischen Vorzeit.— Nathorst A. G. (1888). Zur fossilen Flora Japan's. Paläontol. Abh. v. Dames-Kayser., IV Bd., № 3.— Nathorst A. G. (1910). Beiträge zur Geologie der Bären-Insel, Spitzbergens und des König-Karl-Landes.— Neumayr (1880). Erdgeschichte, Bd. II.— Schmalhausen J. (1890). Tertiäre Pflanzen der Insel Neusibirien. Mém. Ac. Sc. Pétersb., VII sér., XXXVII, № 5.— Simpson G. (1929). Past Climates. «Nature», 28. XII 1929.— Simpson G. (1930). Past Climates. Memoirs and Proceedings of the Manchester Literary and Philosophical Society. Jan. 1930.— Simpson G. (1930). The Climate during the Pleistocene Period. Proc. Royal Soc. of Edinburgh (Sess. 1929—1930), vol. L, part III, № 21.— Simpson G. (1934). World Climate during the Quarternary Period. Quart. Journ. R. Meteorological Soc. vol. LX, № 257.— Simpson G. (1938). Ice Ages. «Nature», 2 IV 1938, suppl., pp. 591—598. Discussion on Geological Climates, opened by G. C. Simpson. Proc. of the Royal Soc. B, vol. 106. 1930.— Toll E. (1890). Geologische Bemerkungen zu den «Holzbergen» der Insel Neusibirien. Mém. Ac. Sc. Pétersb., VII ser., XXXVII, № 5, (ss. 1—9).

А. П. ШЕННИКОВ и А. Ф. ИОФФЕ

К биологии пустынных злаков-эфемеров

(Получено 17.VII 1943)

Биология пустынных злаков-эфемеров известна еще мало, несмотря на ее научный и практический интерес. Интересны, прежде всего, быстрые темпы жизни эфемеров и их годичный ритм. Их развитие — от прорастания семян до плодоношения — происходит в течение 1—1.5—2 весенних месяцев. Остальные 10—11 месяцев они находятся в виде покоящихся семян, т. е. в состоянии анабиоза. Недавно выяснено, впрочем, что некоторые однолетние эфемеры в южных пустынях ведут себя как озимые растения. Всходы их появляются осенью (если она достаточно дождлива) и продолжают расти, хотя и очень медленно, в течение всей зимы, если она не холодна, или холода чередуются с более теплыми, бесснежными периодами. Весной они только быстро продолжают и заканчивают довольно длинный, в общем, цикл жизни. Такой ритм позволяет заключить, что пустынные злаки-эфемеры, растения сухих и знойных климатов, по существу не ксерофиты, а мезофиты и не особенно требовательны к теплу. За то же говорит и захождение некоторых из них иногда очень далеко на север; например, *Bromus tectorum*, *Br. squarrosus* изредка встречаются, как случайно занесенные сорняки, вплоть до Ленинграда и Мурманска. Нельзя ли в таком случае культивировать их у нас, имея в виду, что многие пустынные злаки-эфемеры на их родине считаются превосходными пастбищными растениями, в короткий срок дающими много корма на весенних пастбищах? Отлична ли их биология от биологии наших однолетних и озимых злаков, явных мезофитов? Таковы вопросы, побудившие нас заняться сравнительным изучением пустынных и некоторых северных однолетних кормовых злаков.

С 1938 г. мы культивировали в питомнике Лаборатории геоботаники Петергофского биологического института следующие виды:

Bromus tectorum L. ⊙
B. squarrosus L. ⊙⊖
B. sterilis L. ⊙
B. madritensis L. ⊙
B. japonicus Thbg. ⊙
B. commutatus Schr. ⊙
B. racemosus L. ⊙⊖
B. mollis L. ⊙⊖
B. oxyodon Schr. ⊙
B. macrostachys Desf. ⊙
B. Danthoniae Tr. ⊙
Agropyrum prostratum P. B. ⊙
Aegilops squarrosa L. ⊙
Ae. crassa Boiss. ⊙
Ae. cylindrica Host. ⊙
Ae. triuncialis L. ⊙
Ae. ovata L. ⊙
Hordeum crinitum Desf. ⊙
Psilurus aristatus D. J. ⊙
Heteranthelium piliferum Hochst. ⊙
Vulpra myuros Gm. ⊙
Poa annua L. ⊙⊖

Всего 22 однолетних (⊙) и иногда двухлетних (⊖) видов. Из них большинство распространено в сухом Средиземноморье и в среднеазиатских пустынях, в южных степях и севернее южных степей не встречается. У нас в Петергофе все они отлично росли, цвели, плодоносили, давая всхожие семена.

Таким образом, экологические условия физической среды, характеризующие окрестности Ленинграда, для всех этих растений вполне приемлемы, и, следовательно, еще раз подтверждается утверждение Дарвина о том, что распределение видов не может быть объяснено только различиями в климате и в других факторах физической среды. Очевидно, ленинградские почвы и климат составляют комплекс факторов среды, лежащий не вне, а внутри экологического ареала перечисленных южных растений.

Ритм развития и степень развития были различны в зависимости от времени посева. При позднеосеннем (предзимнем) посеве всходы появлялись

Рис. 1. *Bromus squarrosus.* Вверху слева — при позднеосеннем посеве. Остальные — мощные, обильно кустистые экземпляры поздневесеннего посева.

рано весной, не кустились или кустились весьма слабо, и все побеги быстро переходили в генеративную фазу, цвели, плодоносили и отмирали. Продолжительность цикла жизни равнялась 1.5—2—2.5 месяца. Общий вид взрослых растений не отличался существенно от одноименных растений, собранных в пустынях и сохраняемых в гербариях: низкий рост, ничтожные облиственность и кущение, часто даже отсутствие кущения, или же из одного семени развивается только 2—3 или немного более стеблей (рис. 2, вверху слева; рис. 3, вверху). Корневая система слабо развита.

При посеве весной, но не позже конца мая, всходы кустились сильно; в кусте от одного зерна насчитывалось много десятков побегов. Часть побегов перешла в генеративную фазу. Продолжительность цикла жизни удлинялась, так как все побеги колосились одновременно. Но первые из выколосившихся достигали фазы плодоношения также через 1.5 2.5 месяца от появления всходов. По внешности растения, выросшие из семян, посеянных весной, сильно отличались от растений позднеосеннего посева гораздо большей мощностью и необычайно большой кустистостью (рис. 1, 2, 3). Соответственно мощно развивалась и корневая система.

При посеве более поздием, не ранее первой половины июня и до середины июля, кущение было чрезвычайно интенсивно, образовались плотные большие кусты вегетативных побегов. Последние до осени оставались в вегетативном состоянии; лишь у некоторых видов (*Bromus tectorum*,

B. squarrosus) в части кустов немногие побеги переходили в генеративную фазу (выколашивались).

Так вели себя *Bromus tectorum, B. squarrosus, B. oxyodon, B. mollis, B. Danthoniae, B. sterilis, Aegilops triuncialis, Ae. crassa, Hordeum crinitum, Psilurus aristatus, Heteranthelium piliferum, Vulpia myuros*. Два последние оставались вегетативными даже при посеве в начале мая. Наоборот, даже при посеве в июле переходили в генеративную фазу *Bromus madritensis, B. macrostachys, B. racemosus, B. commutatus, Aegilops squarrosa, Ae. ovata, Ae. cylindrica*. Эта группа растений оказалась, таким образом, состоящей из яровых однолетников. Первая же из озимых, которые, однако, при предзимнем посеве ведут себя как яровые.

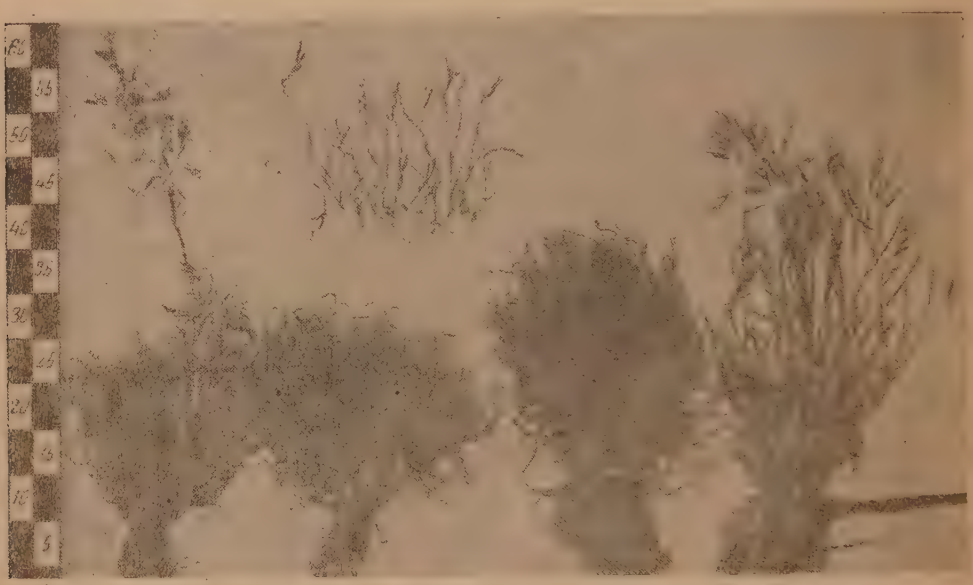


Рис. 2. *Bromus oxyodon*. Вверху жалкие растеньица — позднелетний посев (подзимний). Внизу — мощные растения — поздневесенний и летний посев.

Озимые однолетние эфемеры особенно интересны своей способностью сильно куститься при летнем посеве, оставаясь в вегетативном состоянии. Осенью они идут под снег с зеленой листвой, и если снежный покров достаточен, как это было в зиму 1939-40 г., переносят большие морозы и весной продолжают рост, колосятся и отмирают после плодоношения. Малоснежная с частыми оттепелями и гололедицей зима 1938-39 г. была для них губительна.

Примечательно то обстоятельство, что при весеннем посеве некоторые кусты *Bromus squarrosus* и *B. oxyodon*, обильно кустясь летом и частично выколашиваясь, осенью отмирали не полностью. Отмирали только отплодоносившие побеги, а не выколосившиеся (в том же кусте) оставались на зиму и продолжали развитие весной, причем число их весной увеличивалось. Другими словами, эти растения превращались из однолетних в двухлетние. Не исключена возможность, что из вновь развившихся в кусте вегетативных побегов не все выколосятся во второе лето жизни куста. Тогда можно ожидать, что побеги, оставшиеся вегетативными во второе лето жизни куста, продолжат свое развитие в третье лето. Иначе говоря, однолетний эфемер превратится в многолетнее растение.

Наши наблюдения доказывают индуцированность ритма изучавшихся озимых однолетников. При летнем посеве, если осадков достаточно (или при поливе), эти однолетки ведут себя как озимые растения. При позднеосеннем и ранневесеннем посевах (и при летнем, если лето и осень сухи и

всходы не появляются до весны, что часто и бывает в области распространения эфемеров) они ведут себя как яровые растения, сохраняя при этом быстрый темп прохождения вегетативной фазы и всего цикла. При летнем посеве в условиях нашего влажного климата озимые пустынные эфемеры перестают быть эфемерами и развиваются по образцу северных озимых однолетников.

Кормовое значение исследованные растения имеют только в вегетативном состоянии, и значение это тем больше, чем обильнее кущение и продолжительнее вегетативная фаза. Из предыдущего ясно, что при осеннем посеве они не имеют у нас кормовой ценности, так как почти не кустятся

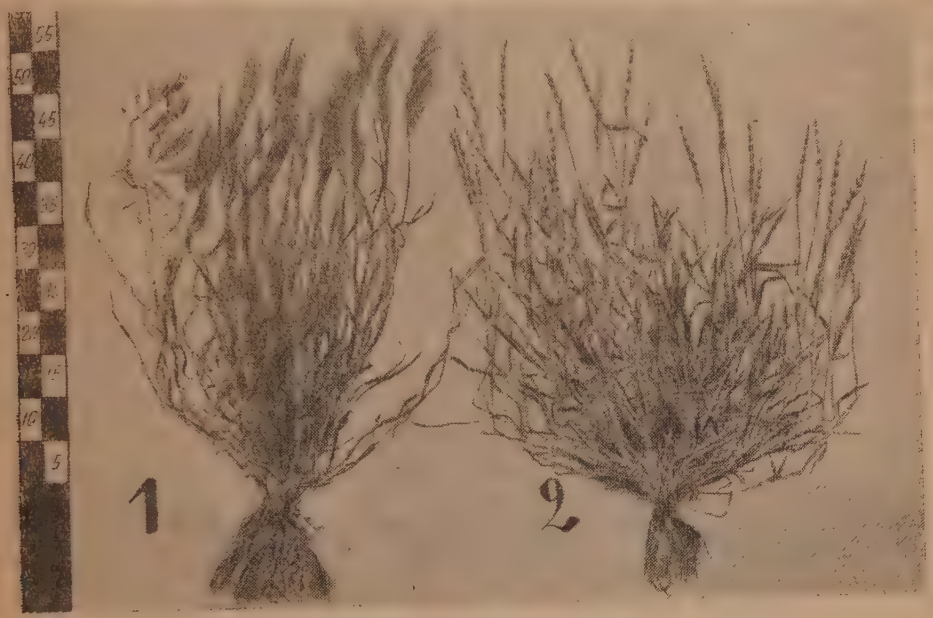


Рис. 3. *1 — Bromus madritensis; 2 — Aegilops squarrosa.*

и очень быстро и сполна выколашиваются после зимовки. При ранневесеннем посеве кормовое значение их больше, а при летнем — еще больше.

Чтобы дать представление о степени развития отдельных кустов (возникших из одного зерна путем кущения) при летнем посеве, приведем некоторые данные.

Число побегов (вегетативных) в одном кусте очень часто достигало 100—150 и до 300—400 побегов.

Например:

Bromus squarrosus: 108, 113, 116, 124, 129, 128, 134; *B. oxyodon*: 391, 346; *B. tectorum*: 108, 130, 140, 143, 166, 168, 184; *B. racemosus*: 181; *B. sterilis*: 178; *Agropyrum prostratum*: 152, 166, 273, 309, 314, 353, 417, 483.

Для сравнения — у наших однолетников: *Poa annua*: 148, 452.

Для сравнения обычные луговые многолетние злаки в первое лето жизни: *Alopecurus pratensis*: 172; *Festuca pratensis*: 260.

Эти максимальные числа характеризуют кустистость исследованных однолетников как очень большую; она не меньше, а часто и больше кустистости многолетних злаков. В более густых посевах преобладали менее кустистые особи, у которых количество вегетативных побегов измерялось лишь десятками. Встречались среди них и очень слабые кусты, а некоторые и совсем не имели вегетативных побегов.

В летних посевах кущение неизменно было больше, чем в посевах ранневесенних и позднеосенних. Однако среди растений осеннего посев встречались немногочисленные особи, обильно раскустившиеся.

Вегетативные побеги растений летнего посева были не только многочисленны, но и сильны. Часто встречались ветвистые вегетативные побеги; у них нижние узлы были несколько раздвинуты и несли боковые ветви. Число ветвей на одном побеге достигало 3—4. Наиболее часто ветвистость наблюдалась в кустах *Bromus oxyodon*. Воздушно-сухой вес одного вегетативного побега *Bromus squarrosus* (летнего посева) равнялся 17—21 г в коллекционных посадках и 0.5—20.7 г в разбросных посевах. У *Bromus tectorum* — от 7.1 до 16.3 г. У *Bromus oxyodon* в разбросном посеве — от 0.2 до 23.8 г.

Воздушно-сухой вес надземной и подземной массы (корней) одной особи (куста), средний из взвешивания трех средних экземпляров, приводится для некоторых видов в табл. 1.

ТАБЛИЦА 1

Название растения	Надземная масса (побеги) в г	Подземная масса (корни) в г	Отношение веса побегов к весу корней
Bromus racemosus .	18.66	5.30	3.5:1
B. sterilis	42.97	8.51	5.0:1
B. tectorum	11.61	2.99	3.9:1
B. oxyodon	27.32	7.9	3.5:1
Poa annua	8.20	3.27	2.5:1
Dactylis glomerata .	9.80	3.60	2.7:1
Alopecurus pratensis	14.82	6.05	2.5:1
Festuca pratensis . .	26.85	9.90	2.7:1

Из табл. 1 видно, что многолетние луговые злаки (перволетки) и однолетний мятлик имеют менее резкое расхождение между весом надземной и подземной частей, чем пустынные злаки. Масса побегов у первых менее чем в три раза превышала массу корней, у второй же — более чем в три раза (до 5). Надземная масса одного куста достигала, а у некоторых видов и превышала массу одного куста многолетних луговых злаков того же возраста. Длина вегетативных побегов, разнообразная у различных видов, чаще всего была около 20—25 см.

При обычном разбросном посеве *Bromus squarrosus*, 14.V 1940 г. всходы появились 23.V, начало кущения отмечено 15.VI, но дальше оно не продолжалось, так как начался выход в трубку — 20.VI, колошение 23.VI, цветение 8.VIII и обсеменение зрелыми плодами отмечено 30.IX. Вегетативных побегов почти не оставалось. При посеве через месяц (14.VI) всходы появились только 18.VII, так как была засуха. Кущение началось 8.VIII и продолжалось до осени. 12.X срезано с 1 м² 290 г вегетативных побегов (воздушно-сухой вес). Новый посев 18.VII попал под дождь, и всходы появились уже 23.VII; кущение началось также 8.VIII, продолжалось до осени и 12.X с 1 м² срезано 175 г (воздушно-сухой вес). Следующий посев через месяц (14.VIII) дал всходы 19.VIII, кущение началось 10.IX, но тогда же началось и осеннее увядание, прироста более не было. При посеве 14.IX всходы появились 10.X, но этим дело и ограничилось, кущения не было.

Из этого примера видно, что наибольшее кущение и наибольшая кормовая масса (вегетативных побегов) получается при посеве в июне и июле. Более ранние и более поздние посевы для получения кормовой массы нецелесообразны.

Рассмотренные выше различия в развитии озимых однолетников, посеянных в разные сроки, объясняются отсутствием или наличием и степенью яровизации. Вегетативные побеги переходят в генеративную фазу после того, как пройдут стадию яровизации. Озимые однолетники при обычном в природных условиях позднеосеннем и ранневесеннем прорастании проходят естественную яровизацию при действии пониженной температуры (вплоть до заморозков) в это время года. Поэтому они и не кустятся или

кустятся слабо. Успевают возникнуть лишь немногие побеги, и каждый из них яровизируется, делается генеративным, и его удлинение в плодоносящий побег тормозит кущение.

Так происходит в условиях пустыни, так и в нашем климате, и поэтому посевы (и самосев) поздней осенью и рано весной имеют и у нас и в климате пустынь сходный результат: ничтожное кущение, развитие почти исключительно генеративных побегов.

Отсутствие яровизации при июньских и июльских посевах, т. е. в теплое время года, приводит к интенсивному кущению, которое не тормозится развитием генеративных побегов. Это положение проверено нами по отношению к *Bromus squarrosus* и *B. tectorum* опытами с искусственной яровизацией.

Опыты с *Bromus tectorum* в 1939 г. дали следующие результаты (табл. 2).

ТАБЛИЦА 2

Способ воздействия	Число подопытных растений	Состояние в конце лета	Число вегетативных побегов в одном кусте
Без яровизации, без промораживания семян	10	Все остались в вегетативном состоянии	(56—) 100—136 (—143)
То же	10	То же	42—168, средн. 104
Без яровизации, сухие семена промерзены	10	» »	73—130, средн. 97
То же	10	» »	84—140, средн. 109
Кратковременная яровизация (6—10 дней) при t° около 0° (в погребе)	10	» »	83—166, средн. 125
То же	25	» »	(48—) 60—80 (—108)
Продолжительная яровизация (21—23 дня)	14	11 выколосились,	(4—) 20—69
То же	25	24 выколосились, из них 2 — без вегетативных побегов (сплошное колошение)	(0—4—) 10—45 (—61)
»	23	Все выколосились, из них 10 — сплошное колошение (без вегетативных побегов)	0—2—74
»	7	Все выколосились, из них 3 — сплошь	0—2—80
»	20	Все выколосились, из них 3 — сплошь	0—1—62

Аналогичные результаты получились и из опытов с яровизацией *Bromus squarrosus*. Но контрольный посев (без яровизации) был проведен слишком рано (20.V) и подвергся естественной яровизации. Отличие контрольных растений от искусственно яровизированных оказалось в том, что искусственная яровизация усилила эффект естественной яровизации. Последняя была, повидимому, слишком непродолжительной: три растения из 25 остались в вегетативном состоянии, сильно кустились (124, 116, 134 побега в кусте), и только одно растение из 22 выколосившихся было без вегетативных побегов, т. е. яровизировались все его побеги. В другом опыте из 25 растений в вегетативном состоянии осталось одно (48 вегетативных побегов), и без вегетативных побегов были 4 из 24 выколосившихся.

Искусственная же яровизация, усилив действие естественной, яровизировала все особи, причем многие яровизировались полностью и остались без вегетативных побегов, у других генеративных побегов было больше, чем вегетативных.

Итак, отсутствие яровизации или непродолжительная (недостаточная) яровизация, или только промораживание сухих семян — задерживают рост озимых однолетних в фазе кущения и необычайно усиливают кущение.

Более продолжительная яровизация (21—23 дня) вызывает быстрый переход побегов в генеративную фазу, тем самым превращая озимое растение в яровое и резко уменьшая кустистость. Однако часть особей и при этой продолжительности яровизации оставалась — в наших опытах — в вегетативном состоянии и сильно кустилась, или же в кусте из многих вегетативных побегов выколашивались 1—2 — немногие, остальные же не переходили в генеративную фазу.

Можно предположить, что наши поздневесенние посевы (около 20—25.V) давали растения с более обильным кущением и с частичным колошением потому, что естественная яровизация в это время была, но недостаточная. Наоборот, при позднеосенних посевах растения почти нацело переходили (в следующее лето) в генеративную фазу потому, что яровизация их в течение весны (а может быть и осенью) была гораздо более продолжительной и более эффективной.

Яровизированные *Bromus tectorum* в наших опытах достигали цветения через 46—57 дней после появления всходов, и тогда кущение их прекращалось. Неяровизированные же, оставаясь в вегетативном состоянии, продолжали куститься еще 15—30 дней. Следовательно, яровизация укорачивала период состояния озимых однолетников в вегетативной фазе и тем самым уменьшала их кормовое значение (укорачивая период годности для пастбищного использования).

Сокращая кущение, яровизация уменьшала средний вес одного побега. Так, в неяровизированных кустах *Bromus squarrosus* средний вес одного побега был 17—21 г., а в яровизированных 3—9.4 г.

Кроме сроков посева и связанной с ними яровизации, изучались и некоторые другие факторы (удобрение, срезание, густота посадки, межвидовая конкуренция) в их влиянии на кущение, т. е. на производительность кормовой массы.

Удобрение (конский навоз) явно увеличивало средний вес куста, например (табл. 3):

ТАБЛИЦА 3

	Без удобрения	Удобренный
Bromus squarrosus	6·0 г	11.0 г
» »	6.1 »	10.2 »
B. oxyodon	4.0 »	8.7 »
» »	2.3 »	11.5 »

Количество побегов в кусте на удобренных делянках увеличилось, и именно благодаря этому увеличился и средний вес куста (так как длина побегов осталась без заметных изменений).

Сопоставление *Bromus squarrosus* и *B. oxyodon* показало, что большое значение для кущения имеют специфические видовые особенности различных злаков-эфемеров. Например, *Bromus squarrosus* свойственно куститься обильнее, чем *B. oxyodon* в тех же условиях. При поздневесеннем посеве *B. squarrosus* дает гораздо больший процент генеративных кустов, чем *B. oxyodon*. Последний сильнее реагировал на удобрение.

Заслуживает внимания то обстоятельство, что из испытанных видов наибольшую генеративность при поздневесеннем посеве имели виды, чаще других и дальше других встречаемые на севере как заносные (*Bromus tectorum*, *B. squarrosus*).

Отрастание после срезания наблюдалось на неудобренных и удобренных делянках с *Bromus squarrosus* и *B. oxyodon*. Приведенные выше величины среднего веса куста получены при срезании растений в конце периода вегетации (15.IX). Здесь же некоторые кусты были срезаны 31.VII и затем после отрастания 15.IX (т. е. одновременно с одноукосными растениями). Цифры воздушно-сухого веса в граммах приведены в табл. 4.

При повторном срезании (первый раз в конце июля, второй — в половине сентября) сена получилось больше, чем при срезании один раз в половине сентября. Первое срезание стимулировало отрастание настолько, что

ТАБЛИЦА 4

	Средн. вес куста при одном укосе 15.IX	Средн. вес куста при первом укосе 31.VII	Средн. вес куста при втором укосе 15.IX	Сумма при двукратном срезании
Bromus squarrosus				
неудобренный	6.0	0.5	7.6	8.1
»	6.1	1.0	7.0	8.0
удобренный	11.0	1.5	10.7	12.2
»	10.2	2.9	11.6	14.5
Bromus oxyodon				
неудобренный	2.3			
»	4.0	0.9	5.7	6.6
удобренный	8.7	3.4	12.5	15.9
»	11.5	3.4	10.2	13.6

обрезанный куст к половине сентября накопил зеленой массы больше, чем к этому же времени куст не обрезанный. Это обстоятельство увеличивает пастбищную ценность исследованных растений.

Влияние густоты посева на развитие *Bromus oxyodon* изучалось на делянках 120 × 220 см. Исследовано влияние трех вариантов густоты посадки и площадей питания: 5 × 5 см, 10 × 10 см и 30 × 30 см. Посев 17.V 1939 г. Результаты (табл. 5):

ТАБЛИЦА 5

	30 × 30 см	10 × 10 см	5 × 5 см
Процент гибели	12.5	5	16
Число оставшихся экземпляров	35	251	907
Учтено	35	20	50
Количество вегетативных побегов в одном кусте (амплитуда, мода, среднее)	(5—) 10—30 (50), ср. 24	(2—) 7 (—18), ср. 10	(2—) 4—5 (—13), ср. 5
Число кустов без вегетативных побегов (сплошное стебление)	0	2 (4%)	6 (12%)
Длина вегетативных побегов	(11—) 18—22 (—27), ср. 19	(13—) 20—25 (—35), ср. 23	(25—) 31—33 (—45), ср. 33
Число кустов с генеративными побегами	3 (9%)	5 (10%)	9 (18%)
Возд.-сух. вес одного куста	3.3 г	2.2 г	1 г
Возд.-сух. вес массы с 1 м²	36.3—52.8 г	220 г	400 г

Сгущение растений (уменьшение площади питания и усиление влияния растений друг на друга, усиление конкуренции) увеличило процент смертности, уменьшило амплитуду изменчивости числа побегов в кусте, уменьшило кустистость, увеличило число кустов, выколосившихся полностью (без вегетативных побегов) или частично. Длина вегетативных побегов при сгущении заметно увеличилась. Средний вес одного куста с сгущением уменьшился. Все эти изменения таковы, каковых и следовало ожидать при увеличении конкуренции. Заметный эффект произвело уже уменьшение площади питания с 900 см² до 100 см² и тем более — до 25 см².

Несмотря на резкое уменьшение веса среднего куста при сгущении, общая масса с единицы площади (с 1 м²) получилась, конечно, значительно больше при сгущении, так как очень сильно увеличивается общее число кустов.

Конкурентные отношения между *Bromus oxyodon* и *B. squarrosus* исследовались при тех же трех вариантах сближения (5 × 5 см, 10 × 10 см и 30 × 30 см). Предполагалось выяснить, имеет ли один из конкурентов какие-либо

преимущества перед другим, дающие ему перевес в конкуренции за место и пищу. Результаты опыта сведены в табл. 6, где приведены средние показатели, характеризующие тот и другой вид в смешанных посадках в трех вариантах густоты.

ТАБЛИЦА 6

	30 × 30 см		10 × 10 см		5 × 5 см	
	Bromus squarrosus	*B. oxyodon*	*Bromus squarrosus*	*B. oxyodon*	*Bromus squarrosus*	*B. oxyodon*
Процент гибели	5	0	5.5	5.5	5.5	8
Количество вегетативных побегов в одном кусте	50.6	31	16.5	8	9	4
Процент кустов без вегетативных побегов (сплошное колошение)	10.5	15	8	4	8	12
Длина вегетативных побегов	28	22	36	37	30	40
Процент генеративных кустов	84	20	100	16	88	20
Вес 1 куста в г	14.7	4.7	7.3	2	3.1	0.6

В смешанном среднегустом (10 × 10) и густом (5 × 5) посевах *Bromus squarrosus* кустился значительно сильнее, чем *B. oxyodon*, что и может ставить первый из них в выигрышное положение. *Bromus oxyodon* в условиях нашего опыта явно уступал более мощному *Br. squarrosus* и в весе одного куста и в генеративности, а также, надо полагать, и в количестве производимых семян.

Интересно сравнить реакции *Bromus oxyodon* на сгущение в чистом посеве и в смеси с *Br. squarrosus* (табл. 7).

ТАБЛИЦА 7

	30 × 30 см		10 × 10 см		5 × 5 см	
	Чистый посев	Смесь	Чистый посев	Смесь	Чистый посев	Смесь
Процент погибших	12.5	0	5	5.5	16	[illegible]
Количество вегетативных побегов в одном кусте	(5—) 20—30 (—50), ср. 24	(3—) 29—42 (—59), ср. 31	(2—)7 (—18), ср. 10	(1—) 6—8 (10—18), ср. 8	(2—) 4—5 (—13), ср. 5	(1—) 3—6 (—1[illegible]), ср. [illegible]
Число кустов без вегетативных побегов (сплошное колошение)	0	3 (15%)	2 (4%)	1 (4%)	6 (12%)	3 (12%)
Длина вегетативных побегов	(11—) 18—22 (—27), ср. 19	(13—) 20—30 (—39), ср. 22	(13—) 20—25 (—35), ср. 23	(29—) 35—40 (—50), ср. 37	(25—) 31—33 (—45), ср. 33	(30—) 35—[illegible] (—57), ср. 40
Число генеративных кустов	3 (9%)	4 (20%)	5 (10%)	4 (16%)	9 (18%)	5 (20%)
Средний возд.-сух. вес 1 куста в г	3.3	4.7	2.2	2	1	0.6

Из табл. 7 видим, что сравнительно с чистым посевом в смешанном посеве с *Bromus squarrosus*, под влиянием последнего, у *Bromus oxyodon* замечено:

1) уменьшение процента смертности;

2) увеличение кустистости в редких посевах (30 × 30 см);

3) появление сполна генеративных кустов в редких посевах и здесь же увеличение числа частично генеративных кустов;

4) несомненное удлинение вегетативных побегов даже в редком посеве и тем более в густом (подгон в результате затемнения более мощным *Br. squarrosus*);

5) увеличение среднего веса куста в редких посевах (в связи с увеличением кустистости) и уменьшение его в наиболее густых посевах.

Темпы развития *Bromus oxyodon* в чистых посевах и в смеси с *B. squarrosus* при густотах 5×5 и 10×10 были одинаковы. При посеве 17.V всходы появились 22.V. От всходов до начала кущения (16.VI) понадобилось 25 дней, до частичного выхода в трубку (25.VI) — 45 дней. Начало цветения отмечено 3—5.VII. Совершенно тем же темпом развивался *B. oxyodon* и в редком чистом посеве (30×30). Но в смешанном редком посеве цветение отмечено только 27.VII, т. е. оно заметно запоздало.

Определение валового сбора массы (сена) с 1 м² чистого посева *Bromus oxyodon* и массы этого же вида из смеси с *B. squarrosus* показало, что последний, угнетая *B. oxyodon*, сильно уменьшает его общую продукцию.

ВЫВОДЫ

1. Климат окрестностей Ленинграда не является препятствием к распространению пустынных злаков-эфемеров. Они развиваются здесь не хуже, а часто и значительно лучше, чем в сухих и жарких климатах.

2. Хорошее развитие их в северном климате подтверждает их мезофильность и нетребовательность к теплу.

3. Ритм эфемеров, свойственный им в сухом и жарком климате, не является наследственно закрепленным и легко изменяется под влиянием измененной среды.

4. В зависимости от сроков посева и прорастания, т. е. при наличии или отсутствии естественной яровизации, пустынные озимые однолетние злаки развиваются то как озимые, то как яровые растения. Искусственная яровизация превращает их в яровые растения. Превращения яровых однолетников в озимые не наблюдалось.

5. При посеве осенью и ранней весной пустынные озимые эфемеры у нас развиваются так же, как и в сухом и жарком климате: почти не кустятся, быстро переходят в генеративную фазу, дают ничтожную надземную и подземную массу. При поздневесеннем посеве кущение гораздо более интенсивное, с переходом только части вегетативных побегов в кусте в генеративную фазу. При июньском и июльском посевах кущение необычайно обильное и продолжительное, получаются мощные кусты вегетативных побегов, с мощной корневой системой. Кусты эти зимуют и в следующем году переходят в генеративную фазу. Иногда озимые эфемеры превращаются в двухлетние растения и не исключена возможность их превращения в многолетние. Это возможно в том случае, если новые почки и побеги в узлах кущения появляются в теплое время года и не подвергаются яровизации до осени и следующей весны.

6. Исследованные пустынные злаки-эфемеры, особенно костры (*Bromus squarrosus*, *B. oxyodon*, *B. tectorum* и др.), могут быть использованы в климатических и почвенных условиях лесной зоны для быстрого получения краткосрочных посевных пастбищ высокой производительности.

7. Для получения возможно большей кормовой массы при культуре их необходимо:

а) использовать непременно озимые или потенциально озимые виды (например названные костры), а не яровые;

б) высевать их не раньше начала июня и не позже половины или конца августа;

в) при посеве в первой половине июня стравливание или срезание производить дважды: в конце июля и в первой половине сентября.

8. Пастбищные культуры этих растений надо попробовать применить при организации:

а) зеленого пара, стравливаемого дважды и затем запахиваемого под зябь;

б) послеуборочного пара, стравливаемого и запахиваемого под зябь;

в) пастбищ в районах водохранилищ с переменным уровнем воды, именно в зонах периодического временного затопления, где освобождение почвы на очень короткий срок исключает культуру других растений;

г) орошаемых скороспелых пастбищ в степных и пустынных районах.

9. При пастбищной культуре этих растений необходимо не доводить их до обсеменения, ввиду их способности засорять другие культуры. Размножение же семенного материала для целей культуры легко достигается осенним посевом или же оставлением на второй год вегетативных кустов летнего посева. В степных и пустынных районах возможен массовый сбор семян из естественных зарослей.

10. При летнем посеве и достаточной влажности почвы исследованные растения быстро развивают очень мощную мочковатую корневую систему. Они могут быть, поэтому, пригодны во всех тех случаях, когда требуется быстрое задернение почвы.

Петергофский биологический институт
Ленинградского государственного
университета

A. P. CHENNIKOV et A. F. JOFFE

Contributions à la connaissance de la biologie des graminées éphémères du désert

Résumé

1. Le climat des environs de Léningrad n'entrave pas la propagation des graminées éphémères du désert. Leur développement dans cette région, loin d'être inférieur à celui des climats secs et chauds, le surpasse souvent.

2. Le développement de ces graminées dans un climat septentrional confirme leur caractère mésophylique et peu exigeant en ce qui concerne la chaleur.

3. Le rythme des éphémères qui leur est propre dans les climats secs et chauds n'est pas fixé de façon héréditaire et peut changer facilement sous l'influence d'un milieu variant.

4. Le développement des graminées annuelles d'automne peut avoir lieu soit comme plantes d'automne, soit comme plantes de printemps. Ceci dépend des termes des semailles et de la germination qui déterminent la possibilité d'une vernalisation naturelle. Cette vernalisation transforme les graminées en plantes de printemps. On n'a pas observé de transformation des annuels de printemps en plantes d'automne.

5. Semés en automne, les éphémères du désert d'automne se développent chez nous de la même façon que sous les climats chauds et secs: ils ne forment pas de buissons, passent rapidement à la phase générative et leur masse souterraine et au-dessus du sol reste insignifiante. Si les sémailles ont lieu à la fin du printemps la formation de buissons est beaucoup plus intensive, tandis qu'une partie seulement des talles végétatifs du buisson passe à la phase générative. En semant au mois de juin ou en juillet on obtient une formation de buissons extrêmement puissants. Ces buissons de rejets végétatifs, munis d'un fort système de racines, hivernent et ne passent à la phase générative que l'année suivante. Quelquefois les éphémères d'automne se transforment en plantes bisannuelles et la possibilité de leur transformation en plantes vivaces n'est pas exclue. Ceci peut avoir lieu dans le cas où les nouveaux boutons et rejetons apparaissent dans les noeuds de formation de buissons pendant la saison chaude sans subir la vernalisation jusqu'à l'automne où jusqu'au printemps suivant.

6. Les graminées éphémères du désert qui ont été l'objet de notre étude et surtout les espèces *Bromus squarrosus*, *B. oxyodon*, *B. tectorum* etc. peuvent être utilisées sous les conditions climatiques et sur le sol de la région forestière pour obtenir rapidement des pâturages semés de courte durée et d'une haute productivité.

Д. Н. БЕКЕТОВСКИЙ

К характеристике гетерогенной формы *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn.

(Получено 12. VIII 1943)

Коржинский подробнее, чем на других гетерогенных формах, рассматриваемых и упоминаемых в его работе «Гетерогенезис и эволюция» [4], останавливается на однолистной акации *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn.

Как известно, основным, что, по мнению Коржинского, характеризует гетерогенные формы, является их меньшая жизнеспособность в силу пониженной плодовитости, в силу расшатанности их половой системы. То же самое он усматривает и у однолистной акации.

Описав некоторые морфологические признаки, которыми эта акация отличается от типа, Коржинский отмечает, что цветки ее редко бывают нормальной формы, чаще всего они подвергаются различным изменениям. Так, очень часто встречаются тычинки — или уродливые или превращенные в лепестковидный придаток. Коржинский указывает, что пока еще остается неясным, насколько наблюдавшиеся им аномальные изменения в морфологии цветка влияют на плодовитость однолистной акации. Однако, отмечая такие факты, как указание Брио (Briot [10]) на то, что эта форма акации приносит очень редко плоды вследствие начала махровости ее цветков, и факт позднего, на 10-й год, плодоношения ее в Париже в Jardin du Muséum (раньше она цвела несколько раз, но плодов не давала) [9], Коржинский тем самым подчеркивает у данной гетерогенной формы ослабленную жизнеспособность, которая, впрочем, может выразиться не только в пониженном плодоношении, но и в целом ряде других биологических свойств и особенностей, различных у каждой отдельной гетерогенной вариации. Так, например, Мошков [7] отмечает повышенную зябкость монофильной акации по сравнению с типовой формой, что, конечно, говорит о ее меньшей устойчивости в борьбе за существование, а следовательно и о меньшей жизнеспособности.

Описание Коржинского однолистной акации интересно еще и в том отношении, что он касается ее наследственного состава, отмечая данные по этому вопросу, имеющиеся в литературе.

Определенная степень эффективности воспроизведения растения из семян, очевидно, точно также характерна для гетерогенных форм, так как, по Коржинскому, гетерогенные вариации или совсем не дают семян или дают семена слабые и в небольшом количестве. Несомненно, что такие семена, если и всходят, то имеют весьма ограниченный процент всхожести.

Этот факт точно также говорит о пониженной жизнеспособности гетерогенных форм.

Еще в 1925 г. автору представилась возможность сделать посевы однолистной акации. Семена гетерогенных форм акации — *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn., *R. P.* v. *pyramidalis* Pepin. и *R. P.* v. *Decaisneana* Carr. были собраны в январе 1925 г. в Симферополе, застратифицированы и во влажном песке привезены в Краснодар, где весной того же года были высеяны на опытном участке при кафедре общего садоводства

Кубанского с.-х. института. Для указанного посева семена монофильной акации были собраны частью на дереве, частью под деревом. Маточное дерево, примерно 12—14-летнего возраста, было достаточно обильно покрыто плодами. Бобы имели от 2.0 до 6.5 см длины и 1—1.5 см ширины. В каждом плоде от 1 до 11 семян. В некоторых плодах семена оказались невызревшими. Бобы большей частью среднего или малого размера, со своеобразным перехватом в середине, по форме напоминали цифру восемь, буро-желтой окраски, со светложелтой линией по краям, в два раза более широкой в местах прикрепления семян. Боб легко растрескивался, но семена в большинстве случаев оставались прочно прикрепленными к одной из половинок боба. На землю осыпались немногие бобы, а остальные, так же как у акации типовой формы, прочно держались на дереве до весны. Семена темно-бурого цвета, с расплывчатыми темными крапинками. Размер семян 0.2 см × 0.4 см.

Если учесть, что у типовой формы белой акации плоды развиты более совершенно, содержат большее количество семян (иногда до 20), а количество полноценных по внешнему виду семян значительнее, то можно сказать, что однолистная акация по этим признакам проявляет себя как менее жизнеспособная форма.

По данным Мошкова [7], семена типовой формы белой акации имеют низкий процент всхожести. В его посевах средний процент всхожести для 20 образцов оказался равным 12.7. В наших посевах при высеве семян всех трех акаций примерно в одинаковом количестве однолистная акация имела максимальную всхожесть. В мае было отмечено 123 всхода однолистной акации, 45 — пирамидальной и 8 — розовой (*R. P.* v. *Decaisneana*). К сожалению, точного учета высеянных семян не было произведено. Примерно же всхожесть однолистной акации не превышала 3—5%. Приведенные цифры количества всходов показывают, как сравнительно снижалась всхожесть пирамидальной и розовой акаций.

Полученные показатели вполне отвечают другим нашим наблюдениям. Так, выше уже указывалось, что у однолистной акации в некоторых плодах семена были невызревшими; они были менее полны, меньшего размера, менее интенсивной окраски. Несомненно, уже одни эти морфологически неполноценные семена должны были значительно снизить процент всхожести. У розовой же акации было вообще пониженное плодоношение, как мы это наблюдали и позднее в Краснодаре [4]. На такое же плодоношение этой акации указывает и Коржинский [4]. По нашим наблюдениям, плоды были редки, малочисленны (обычно 1—2 в соцветии) и недостаточно хорошо развиты. Было много плодов односемянных и двусемянных. Во всех плодах были следы неразвившихся семяпочек; иногда число таких семяпочек достигало 70%. Можно было предполагать, что и те семена, которые развились, были далеко не совершенны, а с этим, очевидно, связана и та малая всхожесть, которую мы наблюдали у розовой акации.

Известно, что первые два-три листа всходов типовой формы белой акации по построению весьма напоминают листья монофильной формы; усложнение листовой пластинки идет постепенно, а поэтому окончательный подсчет количества экземпляров однолистной акации был произведен нами после второй вегетации в октябре 1926 г. В течение первого года значительное количество сеянцев выпало. При подсчете было обнаружено 45 экземпляров однолистной акации, причем только 24 экземпляра из них были типично однолистные сеянцы. Остальные 21 экземпляры по построению листа занимал переходное положение между однолистной акацией и типовой формой. Все прочие сохранившиеся сеянцы монофильной акации, сверх отмеченных 45, вернулись к типу.

Коржинский также указывает, что при посеве семян однолистной акации у французских садоводов [9] лишь часть сеянцев повторила признаки материнского растения, остальные сеянцы полностью воспроизвели типовую форму. В следующих посевах сеянцев с признаками материнского растения

было более половины [11]. По опытным же данным Бейснера (Beissner [6]), эта разновидность хорошо воспроизводится семенами, и лишь иногда наблюдаются формы, переходные к типу.

В культуре, как известно, встречаются экземпляры с листьями то простыми, то тройными или пятерными. Повидимому этот факт дал повод Верло (Verlot [12]) называть однолистную акацию непостоянной разновидностью. По мнению Коржинского, такие экземпляры происходят из сеянцев *R. P.* var. *monophylla*, среди которых встречаются и формы переходные к типу.

Как показали нижеприводимые опыты (см. таблицу), типовая форма белой акации и ее однолистная форма являются перекрестно опыляющимися растениями. Отсюда вполне понятны факты появления при посевах однолистной акации сеянцев типовой формы. Но у белой акации возможно и самоопыление. На основании полученных данных по самоопылению заранее можно было предположить, что чем изолированнее росла однолистная форма, тем меньше среди ее всходов должно быть сеянцев типовой формы. В этом случае большая часть завязей получается, несомненно, за счет самоопыления, что, как показали наши опыты, вполне возможно. Случаев самоопыления, очевидно, тем больше, чем ограниченнее избирательные возможности рыльца; другими словами — чем меньше шансов на занесение пыльцы типовой формы. Поэтому, если материнское дерево однолистной акации растет в окружении деревьев типовой формы, рассчитывать на получение среди его сеянцев большого процента однолистных акаций не приходится.

Материнские растения гетерогенных акаций, с которых мы собрали семена, как раз и росли в таком окружении, В то же время известно, что единичные вполне изолированные от других акаций экземпляры, встречающиеся, например, в северных районах, становятся удовлетворительными самоопылителями и плодоносят в результате опыления своей собственной пыльцей.

Без сомнения, более жизнеспособными будут также те формы, которые обеспечивают воспроизведение наиболее многочисленного потомства, что, очевидно, будет связано с получением большего количества плодов и семян. В этом отношении количество цветков в соцветии, его построение и размеры дают некоторое представление относительно будущих урожаев и успешности воспроизведения данного вида. Коржинский указывает, что монофильная акация в соцветии имеет цветков меньше, чем типовая форма.

По Мошкову, соцветие типовой формы имеет от 13 до 38 цветков. По нашим подсчетам, одно дерево этой формы в среднем имело 20.1 цветка в соцветии, другое — 29.4. Соцветие четырех сеянцев монофильной акации в среднем имело: 13.6, 17.1, 25.7, 27.1 цветка. Два сеянца переходного типа соответственно имели 22.2 и 33.4 цветка.

Как видим, лишь половина подсчитанных сеянцев однолистной акации в соцветии имела уменьшенное количество цветков, вторая половина по числу цветков в соцветии фактически не отличалась от типовой формы, а переходная форма по одному сеянцу даже превосходила ее. Таким образом, по эффективности цветения далеко не все экземпляры гетерогенной акации уступали растениям типовой формы.

Интересно отметить некоторые факты, положительно характеризующие монофильную акацию в отношении ее жизнеспособности, приводимые в работе Кобранова [3]. По Коржинскому [4], у некоторых гетерогенных форм половая система настолько расшатана, что они или «вовсе не достигают цветения, как, например, *Brussonetia papyrifera* Willd. v. *dissecta*, или цветут чрезвычайно редко и скудно, как, например, *Robinia Pseudacacia* L. var. *umbraculifera*». Этого нельзя отнести к монофильной акации. По наблюдениям Кобранова, в 1912 г. в Велико-Анадольском лесничестве эта форма цвела не только весной, но и осенью и дважды дала плоды и всхожие семена. Типовая же форма, находившаяся в тех же условиях, осенью не цвела. По наблюдению того же автора, сеянцы монофильной акации

полученные из семян в результате самоопыления этой формы, имели «несколько бо́льшую степень развития... и несколько больший рост» (экземпляры типично-однолистной формы). Оба факта характеризуют монофильную акацию как достаточно успешного и жизнеспособного самоопылителя, если нет возможностей к перекрестному опылению. Высокую степень использования этой акацией самоопыления показывают те урожаи плодов, которые были собраны Кобрановым: августовский сбор дал 204.8 г семян, бобы осеннего урожая дали 153.6 г чистых семян. Как видим, снижение урожая не столь резкое, как можно было ожидать при самоопылении. Следует отметить и то, что семена второго урожая имели бо́льшую всхожесть (51.9%), чем семена первого урожая (22.8%).

Для сравнительного изучения типовой и гетерогенной форм 18—20 мая 1929 г. был поставлен опыт на гейтеногамию, т. е. естественное, без вмешательства экспериментатора, самоопыление в пределах одного растения, вернее отдельной, помещенной в марлевый изолятор ветви, когда пыльцой, падающей с выше расположенных цветков опытного экземпляра, могли опыляться цветки того же экземпляра, расположенные ниже. Кроме того, был поставлен опыт на перекрестное опыление в пределах однотипных растений, когда пыльцей других однотипных растений опылялся опытный экземпляр. При учете опытных данных 23 июля того же года были получены следующие результаты (см. таблицу).

Название опыта	Однолистная акация			Переходная форма			Типовая форма		
	число цветков	число плодов	%	число цветков	число плодов	%	число цветков	число плодов	%
Самоопыление (гейтеногамия) . . .	317	6	1.9	252	7	2.7	130	0	0
Соопыление .	179	2	1.1	185	4	2.1	275	10	3.6
Контроль . .	341	80	23.4	292	38	13.0	311	20	6.4

Как показывают цифры, способность к самоопылению была отмечена только у гетерогенной и переходной форм и притом в весьма ограниченном размере. У типовой формы самоопыления не наблюдалось, хотя, как отмечалось выше, оно и возможно. По способности давать плоды в результате перекрестного опыления в пределах однотипных растений, когда избирательная способность рыльца получает некоторые шансы на удовлетворение, на первом месте оказалась типовая форма (3.6%) и на последнем — монофильная акация (1.1%). Наибольший показатель в контроле, или фактически коэфициент полезной завязи, дала однолистная акация (23.4%); затем идет ее переходная форма (13.0%) и, наконец, типовая форма (6.4%).

На основании приведенных цифр можно сказать, что по коэфициенту полезной завязи и способности к самоопылению однолистная акация и ее переходная форма были выше типовой формы, что позволяет сделать вывод о проявлении у них в данном опыте важного показателя большей жизнеспособности.

В наших опытах, проведенных с белой акацией в предыдущем году [1], коэфициент полезной завязи у белой акации был получен значительно больший (20.0%), но все же только что приведенный коэфициент полезной завязи однолистной акации (23.4%) был выше. Таким образом, и это сравнение говорит в пользу однолистной акации.

Интересны данные, полученные при прорастании пыльцы как типовой формы, так равным образом монофильной акации и формы переходной к типовой. Посевы пыльцы производились почти одновременно (24.V) с постановкой опытов на самоопыление, в условиях комнатной температуры (18° С), под стеклянными колпаками, выложенными внутри белой

фильтровальной бумагой, смоченной дистиллированной водой. Проращивание шло на агар-агаре с прибавлением 5% раствора сахарозы.

Были получены такие результаты (среднеарифметические из нескольких подсчетов развившихся пыльцевых трубок от общего количества пыльцевых зерен, наблюдавшихся в поле зрения под микроскопом): однолистная акация — 56.2%, переходная форма — 52.8%, типовая форма — 51.9%.

Пыльцевые трубочки у всех акаций были прямые, толстые и в то же время короткие. Последнее, очевидно, зависело от среды, главным образом от агар-агара, так как на одних сахарах без прибавления агар-агара акация обычно развивает очень длинные пыльцевые трубочки и в еще большем количестве, что мы неоднократно наблюдали как в предыдущем году, так и в последующие годы. Сильное развитие пыльцевых трубок у монофильной акации отмечает и Коржинский [4].

Если полученные показатели прорастания пыльцы различных форм сравнить между собой, то мы снова видим, что на первом месте по эффективности прорастания пыльцы стоит однолистная акация (56.2%), затем форма, переходная к типовой (52.8%), и, наконец, типовая форма (51.9%). Несомненно, что жизнеспособность пыльцы будет играть очень большую роль в жизнеспособности вообще той или иной растительной формы и в частности гетерогенной вариации. Полученные данные также говорят о преимуществе монофильной акации над типовой формой.

Итак, исходя из положений Коржинского, следовало бы сказать, что монофильная акация, как гетерогенная форма, должна отличаться пониженной жизнеспособностью не только в отношении плодоношения, но и по целому ряду других свойств и особенностей данной вариации. Фактически же рассмотрев приведенные данные, мы можем подвести такие итоги:

1. Монофильная акация дает мелкие или среднего размера плоды, образующие по сравнению с типовой формой меньшее количество семян, из которых некоторые не до конца вызревают.

2. Мелкие плоды монофильной акации уродливо-неправильной формы, с очень малым количеством семян (1—2). Полноценных по внешнему виду семян типовая форма имеет значительно больше.

3. Больший процент всхожести из трех гетерогенных форм имела монофильная акация. Однако этот процент был ниже среднего процента всхожести для типовой формы белой акации.

4. По количеству цветков в соцветии монофильная акация лишь в половине учтенных сеянцев уступала типовой форме, во второй половине в среднем равнялась ей. Форма же, переходная от монофильной к типовой, по числу цветков в соцветии даже превосходила последнюю.

5. Опыт на гейтеногамию дал отрицательный результат у типовой формы и очень небольшой процент завязей у однолистной акации и формы, переходной к типу (1.9% и 2.7%). Таким образом, большую устойчивость в сохранении вида в данном случае показала гетерогенная форма.

6. Коэфициент полезной завязи у монофильной акации (23.4%) был больше, нежели у типовой формы (6.4%). Переходная форма занимала промежуточное положение (13.0%).

7. В опыте на прорастание пыльцы на первом месте стояла однолистная акация (56,2%), затем переходная форма (52,8%) и, наконец, типовая форма (51,9%).

Подведенные итоги дают возможность сделать такой вывод. Общее положение Коржинского о малой жизнеспособности гетерогенных вариаций, как показали наши многолетние исследования с многочисленными гетерогенными формами, не только нельзя в одинаковой мере прилагать ко всем этим формам, но во многих случаях по отдельным признакам приходится говорить о проявлении большей жизнеспособности у гетерогенных форм.

Хорошей иллюстрацией к этому положению могут быть некоторые из гетерогенных форм белой акации. Так *R. P.* var. *umbraculifera* D. C. отли-

чается засухоустойчивостью: по Воло (Vaulot [13]), в засушливое лето 1911 г. она сохранила свою листву; *R. P.* var. *inermis* Rehder отличается морозоустойчивостью [8], по Гомилевскому [2], *R. P.* var. *spectabilis* Course имеет превосходный рост и т. д.

Проявление большей жизнеспособности в отношении некоторых признаков мы видим и у монофильной акации. Плодов и вызревших семян она дает меньше, чем типовая форма. Процент всхожести ее семян ниже, чем у типовой формы. Все это показатели пониженной жизнеспособности. Но число цветков в соцветии у многих сеянцев монофильной акации не уступает типовой форме, что у обеих форм может обеспечить в общем одинаковый урожай. При самоопылении монофильная акация дала завязывание плодов, в то время как типовая форма плодов не имела. Коэфициент полезной завязи был значительно выше у гетерогенной формы. Равным образом, прорастание пыльцы шло успешнее у однолистной акации и слабее у типовой формы.

Все эти факты указывают или на одинаковую жизнеспособность гетерогенной и типовой форм (например по числу цветков в соцветии) или же на превосходство гетерогенной формы над типовой (во всех остальных отмеченных моментах). Несомненно, все перечисленное еще не дает возможности говорить о полном превосходстве гетерогенной формы над типовой, так как это превосходство касается лишь отдельных биологических моментов, но мы можем сказать, что процесс восстановления полной жизнеспособности, о котором говорит Коржинский, при имеющихся показателях, очевидно, протекает вполне успешно.

Еще более ценным и интересным объектом может оказаться каждая гетерогенная форма, особенно в первый период ее возникновения, если мы подойдем к ней не как пассивные наблюдатели, а как селекционеры, желающие добиться изменения растения в желательную сторону. Гетерогенные формы, внезапно возникшие, имеют не только расшатанную половую систему, но и «расшатанную наследственность», по выражению Мичурина и Вильморена. Такая наследственность, как указывает Т. Д. Лысенко, неконсервативна и неустойчива. «Из растения с такой шаткой наследственностью,— пишет Лысенко [5],— нетрудно сделать то, что нужно». Для этого селекционер должен стать на путь направленных изменений растительного организма. И. В. Мичурин дал нам замечательные методы действенного изменения природы, пользуясь которыми мы можем усилить и развить многие свойства растительного организма, до нашего вмешательства бывшие в зачаточном состоянии. Именно этими методами можно весьма повысить жизнеспособность недавно возникшей и еще не сложившейся по своему генотипу формы, усиливая различные признаки и в частности ее урожайность.

Литература

[1.] Бекетовский Д. Н., К биологической характеристике *Robinia neo-mexicana* Gray, *R. Pseudacacia* L и *R. P.* var. *Decaisneana* Carr., Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XXVII, № 3, стр. 571—572, 1931. — [2.] Гомилевский В. И., Основание лесоразведения в степях южной России. Акация (*Robinia Pseudacacia* L.), ее история, употребление и лесоразведение, стр. 83, Одесса, 1889. — [3.] Кобранов Н. Н., К вопросу о происхождении разновидности белой акации v. *monophylla* Kirchn., Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XX, вып. 1, стр. 444 и 448, 1929. — [4.] Коржинский С. И., Гетерогенезис и эволюция. Ч. 1, Записки Акад. Наук, IX, 2, 1899. — [5.] Лысенко Т. Д., Новые достижения в управлении природой растения, стр. 41, Огиз, М., 1941. — [6.] Mitteilungen der deutsch. dendrolog. Gesellschaft, 47S., 1895. — [7.] Мошков Б. С., Материалы к изучению белой акации (*Robinia Pseudacacia* L.), Труды по прикладной ботанике, генетике и селекции, т. XXVII, № 3, стр. 506, 1931. — [8.] Пеньковский В. М., Деревья и кустарники как разводимые, так и дикорастущие в Европейской России, на Кавказе и в Сибири, ч. V, стр. 44, Херсон, 1901. — [9.] Revue horticole, p. 364, 1866. — [10.] Revue horticole, p. 457, 1869. — [11.] Revue horticole, p. 564, 1871. — [12.] Revue horticole, p. 156, 1873. — [13.] Vaulot G. Le Robinier Faux-Acacia, p. 19, Paris, 1914.

D. N. BEKETOVSKY

A Contribution to the Character of the Heterogenous Form of *Robinia Pseudacacia* L. var. *monophylla* Kirchn.

Summary

1. The monophyllous Acacia gives small or medium size fruits, forming as compared to typical form, a smaller number of seeds, of which some do not ripen at all.

2. The small fruits of the monophyllous Acacia are of ugly irregular shape and have very few seeds (1—2). The typical form has a considerably greater number of seeds of full value, than the monophyllous form.

3. The greatest percent of germination of 3 heterogenous forms — pyramidal, pink and one-leaved — had the monophyllous Acacia. Still this percent was lower than the average percent of germination for the typical form of the white Acacia.

4. With regard to the number of flowers in the inflorescence the monophyllous Acacia has given place to the typical form but in the half of the examined seedlings, and equalized it in average in the second half. As for the transitory form from the monophyllous to the typical the former exceeded even the latter with regard to the number of flowers in the inflorescence.

5. The experiment on the Geitenogamy has given a negative result with the typical form and a very small percent of setting both at the one-leaved Acacia and the transitory to the type form (1.9—2.7%). In this way the heterogenous form has displayed the greatest stability with regard to preservation of the species in this case.

6. The coefficient of useful ovary at the monophyllous Acacia (23.4%) was greater than with the typical form (6.4%). The transitory form occupied an intermediate place (13.0%).

7. In the experiment on the pollen germination the first place was occupied by the one-leaved Acacia (56.2%), then follows the transitory form (52.8%), and finally the typical form (51.9%).

З. П. БОЧАНЦЕВА

Материалы по биологии цветения и эмбриологии черного саксаула *Haloxylon ammodendron* Bge

(Получено 8.X. 1943)

Черный саксаул, *Haloxylon ammodendron* Bge играет большую роль в экономике пу тынь Средней Азии. Изучением черного саксаула и сопутствующих ему растений песчан пустыни занимались многие (В. М. Арциховский, М. П. Петров, В. К. Василевская, О. Радкевич, В. Л. Леонтьев, А. П. Соколовская и другие). Но никто специально не занимал изучением фенологии саксаула, биологии его цветения и плодоношения. Предлагаем работа имеет целью до некоторой степени восполнить этот пробел.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Работа проводилась в 1940 г. в Ботаническом саду Среднеазиатского государственно университета, на втором песчаном участке, который был заложен осенью 1925 г. И. А. Ра ковой [17, 18] и в 1927 г. мною. Сред семян различных песчаных растени были высеяны семена черного и бело го саксаула. С тех пор прошло 17 лет Многие растения на участке посева тог времени вымерли и заменены новыми Черный же саксаул за это время успе вырасти в громадные деревья до 9 высоты и 90 см окружности ствола корневой шейки (рис. 1). Двухлетни сеянцы черного саксаула в наших усло виях достигают высоты до 2 м.

Рис. 1. *Haloxylon ammodendron*. Экземпляр посева 1925 г. (фото 1940 г.), растущий на песчаном участке Ботанического сада Среднеазиатского государственного университета в Ташкенте.

В. Л. Леонтьев [15] для саксаула Ре петека указывает, что в 13—15 лет диа метр дерева у корневой шейки дост гает 10 см. Таким образом, черный са саул растет в наших условиях гораз быстрее. Конечно, нужно принять в внимание разницу в климате и почв так как семена для посева мы получил из Репетека.

В работе А. П. Соколовской [19 приводится следующая характеристик климата пустыни Кара-Кум: «Характер ной особенностью пустыни Кара-Ку является чрезмерная сухость воздух резкие колебания температуры воздух днем и ночью. Чрезвычайно низки циф ры средней годовой суммы осадков — 93.9 мм. Максимум осадков падает весенние месяцы март — апрель, кога количество осадков в среднем 15 мм, на осенние месяцы, октябрь — ноябр с количеством осадков в среднем 19 м Четыре летних месяца, июнь—сентябр являются совершенно бездождным пе риодом. Для этого же периода характер на малая облачность и большое колич ство ясных дней».

Для Ташкента, где находится Бо танический сад Среднеазиатского го сударственного университета, также ха рактерны резкие колебания температу ры в течение суток. Среднегодовое количество осадков 348.2 мм. Максимум осадков падает в зимний и весенний периоды. В летний период, иногда в течение 3—4 месяцев, не выпадает и

капли дождя. Таким образом, климат Ташкента значительно мягче, чем в Кара-Кумах. Возможно, этим объясняется то, что саксаул на нашем участке в течение 15 лет достиг таких размеров, которых, по Леонтьеву, в пустыне он достигает гораздо медленнее. Мы хотели бы указать, что при учете скорости роста нужно знать формы саксаула, так как и в наших условиях есть формы саксаула, растущие быстро и медленно.

Среди посадок черного саксаула у нас имеются 2 формы: 1) позднецветущая и 2) раннецветущая. Раннецветущие формы дают более толстые деревья, чем позднецветущие. Внутри этих двух фенологических форм можно выделить еще низшие систематические единицы, отличающиеся друг от друга и по морфологическим признакам.

Мы вели наблюдения за такими формами. Пять из них оказались достойными углубленного изучения.

Фенологические наблюдения проводились в течение всего года; сбор эмбриологического материала производился с 11.III по 2.X; наблюдения над развитием почек велись начиная с 11.XI в течение всей зимы. Ранние формы развития бутонов фиксировались хромуксусной смесью 10:4:1, поздние — Carnoy.

Редукционное деление изучалось при толщине срезов в 8 μ, развитие зародышевого мешка — при толщине срезов в 20 μ. Окраска срезов производилась железным гематоксилином по Гейденгайну. Зарисовки сделаны при помощи рисовального аппарата Аббе.

ФЕНОЛОГИЯ, БИОЛОГИЯ ЦВЕТЕНИЯ И ПЛОДОНОШЕНИЯ

Внутри двух основных фенологических форм — раннецветущей и позднецветущей мы наметили еще деление по морфологическим признакам. Кроме времени цветения эти формы отличаются также сроками начала набухания завязей, сроками созревания семян, сроками окончания роста плодовых веточек, началом их опадения и отношением к легким осенним заморозкам (табл. 1).

ТАБЛИЦА 1

ФОРМА САКСАУЛА	Появление пыльников из пленок	Начало цветения, растрескивание пыльников	Окончание цветения экземпляра	Остановка в росте ассимиляционных частей генеративных веточек	Опадение члеников у генеративных веточек	Начало набухания завязей	Начало развития летучек	Начало подсыхания летучек	Осыпание семян с куста	Отношение к заморозку до 7° С (число обмерзших члеников)	Вторичное цветение
Раннецветущая I . .	31.III	6.IV	16.IV	1.VIII	14.X	23.VIII	9.IX	12.X	27.X	19.20	+
» II . .	31.III	5.IV	16.IV	10.VIII	—	16.VIII	7.IX	7.X	12.X	12	+
Позднецветущая III .	11.IV	17.IV	22.IV	5.X	—	3.IX	16.IX	14.X	2.IX	10	—
» IV .	11.IV	17.IV	22.IV	20.VIII	—	1.IX	19.IX	19.XI	2.XI	Нет	+
» V .	—	—	—	—	—	—	—	5.X	27.X	Нет	—

Из приведенной табл. 1 следует, что у черного саксаула в условиях Ташкента от конца цветения до видимого невооруженным глазом начала набухания завязей в среднем протекает 130 дней, до начала развития летучек — 147 дней. Таким образом, у черного саксаула между цветением и плодоношением в развитии генеративных органов имеется своеобразная стадия покоя. Об этом писал М. П. Петров [9].

На песчаном участке Ботанического сада САГУ культивируются следующие обитающие в песчаной пустыне Кара-Кумы виды: *Salsola Richteri*, *Salsola subaphylla*, рос *Haloxylon persicum*, растет *Haloxylon ammodendron*.

Salsola Richteri и *Salsola subaphylla* весной, трогаясь в рост, развивают листья, дают большой прирост ветвей и только 3 мая у них на молодых растущих ветках, в пазухах листьев появляются еле заметные бутоны. Нужно сказать, что в наших условиях вышеназванные солянки зацветают в первых числах июня и растягивают свое цветение: *Salsola subaphylla* с 1.VI до 2.XI, *Salsola Richteri* с 1.VI до 1.IX.

Попутно с цветением у них идет набухание завязей. У *Salsola Richteri* наблюдается некоторая задержка в развитии летучек на семенах, которые начинают формироваться лишь после полного окончания цветения, т. е. 9.IX; у *Salsola subaphylla* и этого нет, развитие летучек начинается с 17.VIII, а цветение в это время еще продолжается. Нужно только заметить, что у *Salsola subaphylla* в наших условиях завязи первых сроков цветения летучек не развивают и обычно бывают пустыми. В естественных условиях в пустыне Кара-Кумов в районе станции Репетек обе солянки цветут в начале лета (Петров [21, 9]) — в мае — июне. Затем у них наступает период покоя в плодоношении. С августа (Соколовская [13]) у *Salsola subaphylla* начинается период плодоношения. М. П. Петров [11, 12] отмечает фазу плодоношения для обеих солянок в условиях Кара-Кумов несколько позже — с конца сентября.

Попытаемся коротко нарисовать картину развития черного саксаула от момента распускания почек до конца вегетации. Почки у саксаула закладываются в конце лета, но до конца осени бывают скрыты — на однолетних зимующих побегах толстой зеленой корой

на старых они прячутся в неровностях коры. Когда же осенью ударит мороз и удалит из коры однолетних побегов воду, почки становятся ясно видны. У одних саксаулов они крупнее, у других мельче, но так или иначе на светлосером фоне коры однолетних зимующих побегов они ярко выделяются своей зеленой окраской. С первых чисел марта почки трогаются в рост. В первую очередь трогаются в рост почки генеративных веточек, до конца марта развивающие по 3—4 узла. Эти веточки несут в пленках узлов по 2, очень редко по 3 супротивных цветка. Над ними возвышается почка ассимиляционной части веточки, состоящая из нескольких сильно сближенных члеников. Цветение саксаула, протекающее с 6.IV по 22.IV, очень обильно. Малейшее прикосновение к кусту поднимает целое облако пыльцы.

Рис. 2. Развитие генеративных побегов у раннецветущей формы:

a) Тронувшаяся в рост почка генеративной веточки. 11.III. В пыльниках бутонов нижнего узла протекает редукционное деление. *b*) Отцветающая генеративная веточка. 15.IV. *c*) Нижняя часть генеративной веточки. 25.V. В отцветших цветках дистального узла в семяпочках готовые зародышевые мешки. *d*) Состояние генеративной веточки на 15.VIII. Началось легкое набухание завязей. *e*) То же 3.IX. Видны завязи, выступившие из-под пленок стебля. *f*) Вторичное цветение. На зеленом весеннем побеге развились генеративные веточки. Они гораздо мельче генеративных веточек весеннего цветения. *g*, *i*) Последние членики ассимиляционной части генеративной веточки (15.VIII), при остановке в росте ставшие шарообразными *h*) 15.VIII. Последние членики побега возобновления, продолжающие свой рост.

В Кара-Кумах цветение приурочено ко второй декаде марта (М. П. Петров [3], [4]). К концу цветения, 16—22.IV, генеративная веточка вытягивается. Немного вытягивается и почечка на ее вершине (рис. 2, *b*). Трогаются в рост почки собственно ассимиляционных веточек и побегов возобновления. До 25.V наблюдается вытягивание междоузлий, между узлами с завязями (сами узлы с момента цветения в размере почти не изменяются) (рис. 2, *c*). Верхушки и генеративных веточек и начавшие свое развитие в конце цветения побеги возобновляются — усиленно растут. Рост побегов возобновления в наших условиях бесконечен. Его останавливает только мороз, убивающий неодревесневшие части растения. То же самое наблюдается и в естественных условиях (Суслова [2], Арциховский [1]).

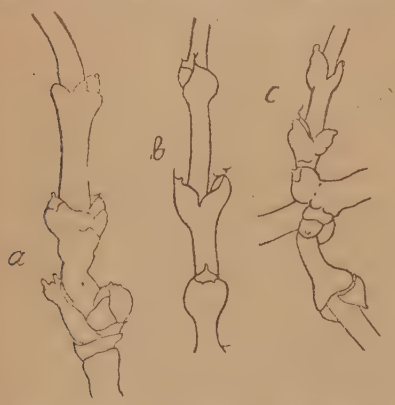


Рис. 3. Генеративные веточки разных форм саксаула 3.IX. в момент начала набухания завязей.

a) Раннецветущая форма. *b*) Позднецветущая форма. *c*) Позднецветущая форма с укороченным первым междоузлием генеративной веточки.

Верхушки генеративных веточек в начале августа, а у позднецветущих форм в начале сентября оканчивают свой рост, развивая от 12 до 32 члеников. У разных форм саксаула за вегетационный сезон на ассимиляционных частях генеративных веточек развивается разное число члеников (от 12 до 24, от 20 до 32 и т. д.) (рис. 3). М. И. Суслова [20] и В. М. Арциховский [1] наблюдали в естественных условиях остановку роста и опадение ассимиляционных веточек (М. И. Суслова называет их однолетними веточками) с середины июня или июля. По нашим наблюдениям опадению веточек у черного саксаула всегда предшествует остановка их роста. Когда генеративные веточки заканчивают свой рост, то их конечные 2—3 членика вздуваются, становятся почти шарообразными (рис. 2, *g* и *i*). Интересно отметить, что остановка в росте этих веточек всегда предшествует началу набухания и развития завязи. После длительного перерыва, в течение которого завязь не изменяла своей внешней формы (рис. 2, *e*, *a*), наконец в середине августа или в начале сентября начинается едва заметное утолщение узла, затем лопаются листовые пленки, одевающие завязи. Завязи наливаются соком (рис. 2, *e*). В середине сентября на околоцветнике набухающих завязей начинают развиваться летучки (рис. 4). Этот процесс быстро охватывает все дерево. Через месяц после начала развития летучек их края слегка подсыхают, начинается созревание семян. Этот процесс у раннецветущих форм заканчивается в середине или кон-

це октября, у позднецветущих — в начале ноября. В наших условиях как раннецветущие, так и некоторые из позднецветущих форм саксаула при вступлении в осеннюю фазу развития генеративных органов дают новую вспышку цветения (рис. 2). Осенние генеративные веточки большей частью развиваются на побегах этого года, как на одревеснев ших, так и на ассимиляционных. Очень редко они развиваются на генеративных веточках, которые цвели весной этого года. Обычно саксаул цветет весной, но и осенью, особенно на раннецветущих формах в наших условиях бывает такое обильное цветение, что его можно принять за нормальное.

Рис. 4. Развитие семян с легучками и рост зародышей в них.

тем более, что завязи от весеннего цветения в это время едва начинают набухать. Наступающее осеннее похолодание, убивая неодревеснев шие веточки, прекращает рост саксаула и развитие завязей осеннего цветения. В 1940 г. все формы черного саксаула обмерзли при —6° С.

Нужно отметить более сильную чувствительность к заморозкам у раннецветущих форм. Так, при морозе — 1° С у них погибли почти на половину все концы ассимиляционных веточек как генеративных, так и собственно ассимиляционных. Но побеги возобновления все остались живы [1]. Через 2—3 дня после бывшего мороза обмерзшая суккулентная кора выветривается, становится из черно-зеленой серовато-белой и из под нее появляются прекрасные зеленые почки.

Мы проследили весь годовой цикл развития саксаула. Начинается он развитием генеративных органов. Первая фаза кончается обильным цветением. Затем развитие как бы затухает. Начинается новая фаза в развитии — вегетативный рост, затухающий к моменту вступления саксаула в следующую фазу развития генеративных органов — плодоношение и осеннее цветение.

Сравнивая годовой цикл развития черного саксаула с таковым же у *Salsola Richteri* и *Salsola subaphylla*, мы видим, что ничего общего в их развитии не имеется. У саксаула пробуждение начинается с развития генеративных органов, у солянок — вегетативных. У саксаула цветение — это яркая, кратковременная, захватывающая целиком весь организм фаза. У солянок цветение идет параллельно вегетативному росту и развитию плодов. У саксаула наступивший вегетативный рост подавляет развитие генеративных органов, а новая фаза в их развитии подавляет вегетативный рост. Таким образом, наблюдаемый в пустыне (М. П. Петров [9]) перерыв в развитии генеративных органов у солянок есть реакция организма на своеобразные экологические условия, ослабевающая при перенесении их в несколько иной климат. А у черного саксаула эта реакция закрепилась, стала наследственной и при перенесении его в иные эколого-географические условия она в основном не изменяется.

Наблюдаемая цикличность в смене генеративного и вегетативного развития саксаула поставила перед нами задачу более углубленного изучения развития его генеративных органов. Как оно протекает? В какой стадии своего развития женский гаметофит или молодой зародыш переживают (так нам казалось вначале) такую долгую задержку в своем развитии?

РАЗВИТИЕ МУЖСКОГО ГАМЕТОФИТА

Просмотр почек черного саксаула, собранных 18.XI, показал, что в почках размером не больше 0.5 мм уже произошло заложение бутонов. Совершенно ясно видно 5 продолговатых бугорков, из которых разовьются пыльники. Пестик цветка представлен одним бугорком с приподнятым в виде валика краем. В центре бугорка есть небольшое возвышение. Таким образом, заложение цветов и их органов у черного саксаула проходит с осени. В осенне-зимний период (с ноября по конец февраля — начало марта) протекает формирование частей цветка. Цветок черного саксаула имеет два прицветника, пятичленный околоцветник, 5 тычинок и одногнездную завязь с 5 сидячими рыльцами, обильно покрытыми сосочками эпидермального происхождения. В полости завязи, на ее дне, сидит одна семяпочка. За 6 суток до цветения пылинки и их нити настолько вырастают, что выдаются за пределы околоцветника и чешуйчатого листа, прикрывающего их. Цветение у саксаула означает не раскрывание цветка, так как он давно открыт, а растрескивание пыльников.

В начале марта у раннецветущих форм на генеративных веточках в пыльниках нижних бутонов происходит заложение археспориальной ткани. В середине марта в этой ткани

[1] Классификация побегов у саксаула проработана в работе О. Н. Радкевич и В. К. Расилевской [10].

происходит редукционное деление, которое протекает нормально, без каких-либо нарушений. Число бивалентных хромозом в метафазе редукционного деления черного саксаула —9. Это число наиболее часто встречается у представителей семейства *Chenopodiaceae* (Tischler [26]). Соматическое число хромозом 2n для черного саксаула равно 18.

После первого редукционного деления (рис. 5 и 6) в материнской клетке пыльцы перегородка не образуется. Возникает она лишь после второго редукционного деления, т. е. симультанно. Затем тетрада разбивается на части, которые округляются и усиленно растут. Взрослая пылинка трехядерная. В ней имеются крупное вегетативное ядро и два

Рис. 5. Редукционное деление материнских клеток пыльцы (ув. $^1/_{12} \times 25$). В метафазе первого и второго делений по 9 хромозомальных отдельностей.

удлиненных узких спермия. Пыльца черного саксаула очень ровная, лишь с очень небольшой примесью пустой пыльцы. Взрослая пылинка круглая, покрыта двумя оболочками — экзиной и интиной. Экзина гладкая, на ней нет никаких структурных украшений. Интересно, что интина у пыльцы саксаула гораздо толще, чем экзина.

Стенка пыльника четырехслойная. Во взрослом пыльнике она слагается из следующих элементов: 1) эпидермис, 2) фиброзный слой со структурными украшениями, 3) слой очень плоских табличатых клеток и 4) секреторный тапетум. В тапетуме лежат сложные ядра со множеством мелких ядрышек. За 6 суток до цветения при хорошей погоде пыльники показываются из-под листовых чешуй. Ко дню цветения нить пыльника настолько удлиняется, что весь пыльник выходит из-под листовой чешуи, и малейшего дуновения ветра достаточно, чтобы вызвать колебания пыльника. Пыльник лопается. Пыльца носится облаком над саксауловыми деревьями и во множестве попадает на рыльца, покрытые многочисленными сосочками и жидкостью, пропотевающей через стенки сосочков. В этот же день пыльца прорастает (рис. 7). Каждая пылинка дает одну пыльцевую трубку, которая очень богата зернистой плазмой. В пыльцевую трубку спускаются оба спермия и вегетативное ядро. Пыльцевая трубка скользит по сосочкам рыльца, обвивает их. Вначале наблюдаемые картины поражают большим количеством проросших пылинок и пыльцевых трубок, растущих на сосочках рыльца. Дальнейшее их поведение вызывает изумление, так как, доростая по сосочкам до эпидермиса, через который они должны проникнуть в межклетники рыльца, пыльцевые трубки обвиваются сами вокруг себя, образуя клубки, лежащие на поверхности эпидермиса (рис. 8).

Так как пыльцевые трубки в массе не проникают в ткань столбика, а образуют клубки на поверхности эпидермиса рыльца, в то время как зародышевые мешки развиваются через 45—50 дней после цветения цветка,— мы предприняли специальные поиски пыльцевых трубок в тканях рыльца, столбика и завязи. Наши поиски пыльцевых трубок в тканях и полости завязи не увенчались успехом и мы не смогли этим путем решить вопрос о способе размножения саксаула. Тогда, в 1941 г., в целях решения вопроса, размножается ли саксаул половым путем или одной из вариаций апомиксиса, мы поставили экспериментальные ра-

Рис. 6. Взрослая пылинка. Видны 2 линзовидных спермия и вегетативное ядро (ув. $^{1}/_{12} \times 10$).

Рис. 7. Рост пыльцевых трубок на сосочках рыльца (ув. $^{1}/_{12} \times 10$).

боты: кастрировали 5060 цветков, 2090 из них изолировали неопыленными. 1060 опылили собственной пыльцой, 1910 опылили пыльцой с других кустов.

Рис. 8. Образование клубков пыльцевыми нитями по достижении ими эпидермиса между сосочками рыльца.

Рис. 9. Развитие семяпочки:

a) семяпочка за 5 дней до цветения, *b*) семяпочка в день цветения, *c*) семяпочка через 7 дней после цветения в момент редукционного деления в материнских клетках макроспор, *d*) семяпочка через 150—155 дней после цветения с развивающимся молодым зародышем.

Из неопыленных цветков не развилась ни одна завязь. Опыленные собственной пыльцой дали очень слабое завязывание, а перекрестно опыленные дали прекрасные семена.

Из этого мы делаем вывод, что никакого апомиксиса у саксаула нет. Саксаул является перекрестноопыляемым растением.

РАЗВИТИЕ ЖЕНСКОГО ГАМЕТОФИТА И ЗАРОДЫША

Семяпочка, заложенная, как мы уже писали выше, еще в предыдущий вегетационный сезон, развивается крайне медленно. В то время когда пыльца уже совершенно готова, пыльники вышли из своих покровов, но пыльца еще не высыпалась, - семяпочка представлена в виде длинного, слегка изогнутого выроста, на котором началась закладка двух интегументов (рис. 9, *a*). Верхний интегумент закладывается перпендикулярно оси семяпочки, складка нижнего интегумента закладывается косо. В центре нуцеллюса можно заметить в это время группу несколько более крупных клеток.

Ко дню, когда пылят пыльники, когда рыльца раскрыты и на них прорастает пыльца, семячка делает поворот на 180°. Ее интегументы еще не сомкнулись, даже верхний еще не закрыл нуцеллюса (рис. 9, *b*). В нуцеллюсе можно в это время увидеть, что в наметившейся

там крупные клетки сильно увеличены. Через 7 дней после цветения внутренний интегумент почти закрывает нуцеллюс, внешний — почти сравнялся с ним. Сильнее изогнулась ножка семяпочки (рис. 9, *с*). С этого момента нуцеллюс семяпочки с интегументами начинает медленно описывать круг вокруг своей ножки.

В 1930 г. Харченко-Савицкая [25] изучила цветение, оплодотворение и различные типы стерильности у *Beta vulgaris*. Приводимые ею рисунки взрослого зародышевого мешка и зародыша несколько напоминают те картины, которые мы наблюдали у черного сахсаула.

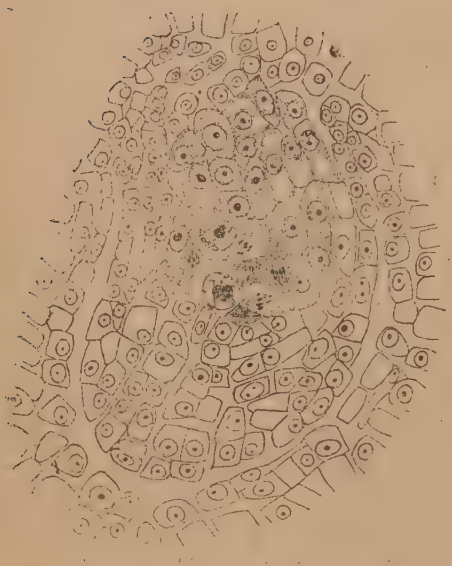


Рис. 10. Crassinuzeliat'ная семяпочка. Многоклеточный археспориальный комплекс. В нем редукционное деление.

Рис. 11. Два одноядерных зародышевых мешка в одной семяпочке.

Рис. 12. Двуядерный зародышевый мешок.

Нам удалось проследить развитие археспориальной ткани в семяпочках черного сексаула. В субэпидермальном слое нуцеллюса протекает тангентальное деление. Новые клетки, лежащие непосредственно под эпидермисом, рядом тангентальных делений образуют мощные слои кроющих клеток. Клетки же второго ряда, возникшие из делений субэпидермального слоя, рядом повторных делений дают мощный археспориальный комплекс. Число клеток археспориального комплекса в разных семяпочках весьма разнообразно. Наибольшее число, найденное мною, — 67. Счет этих клеток затруднен тем, что ближе к халазальной части семяпочки они постепенно уменьшают свои размеры и их трудно бывает отличить от клеток нуцеллюса.

В то время когда интегументы почти совсем закрыли семяпочку, в многоклеточной археспориальной ткани семяпочки начинается редукционное деление (рис. 10). Этот процесс происходит через 6—7 дней после цветения цветка.

Редукционное деление в материнских клетках макроспор протекает не одновременно. На одном и том же срезе можно увидеть покоящиеся ядра, телонему, синезис, метафазу первого редукционного деления и т. д. Бо́льшая часть археспориальных клеток отмирает на разных этапах своего развития (рис. 10). До второго редукционного деления доходит небольшое количество клеток археспориального комплекса. Через 23 дня после цветения в семяпочках можно наблюдать одноядерные зародышевые мешки (рис. 11). Чаще всего их бывает несколько — 2—3—4. Они окружены множеством отмирающих и отмерших клеток и полостей, образовавшихся в результате гибели генеративных клеток и их производных разного возраста. В некоторых семяпочках процессы отмирания захватывают все материнские клетки макроспор. Тогда в семяпочках образуются совершенно пустые полости.

Во время формирования зародышевого мешка (рис. 12) семяпочка непрерывно растет в одной плоскости, обвивая кольцом свою ножку. Полость зародышевого мешка также растет. Вначале одноядерный зародышевый мешок имеет несколько вакуолей, а ядро находится в его центре, в центральном плазменном тяже (рис. 11). После деления этого ядра на два, они расходятся к полюсам, а весь центр полости двухядерного мешка занят большой вакуолью. То же самое мы видим в четырехядерном зародышевом мешке (рис. 13). Интересно, что в восьмиядерном зародышевом мешке сестринские ядра связаны между собой плазматическими тяжами, а в плазме между парами сестринских ядер возникают крупные вакуоли (рис. 14). Зародышевый мешок к этому времени сильно вырастает за счет

вытягивания семяпочки, занятия полостей отмерших на разных этапах развития археспориальных клеток и вытеснения ткани нуцеллюса.

Взрослый зародышевый мешок мы в массе наблюдали через 45—55 дней после цветения цветка. Он нормального восьмиядерного типа (рис. 15). Имеет в микропилярной части: 2 синергиды, одну яйцеклетку и 3 полярных ядра; в халазальной части — 3 ядра антипод, которые иногда бывают в виде клеток, а чаще — в виде свободных ядер. Антиподы в зародышевом мешке рано отмирают. Отмирание антиподиальных ядер или клеток проходит до слияния полярных ядер. Зародышевой мешок сильно вытянут и крайне беден плазмой; богат плазмой только яйцевой аппарат. Полярные ядра лежат в узких тяжах плазмы, которые часто даже не удается проследить до халазального конца. Около полярных ядер

Рис. 13. Четырехядерный зародышевый мешок. Рядом лежат отмирающие мешки.

Рис. 14. Восьмиядерный зародышевый мешок, сестринские ядра связаны плазматическими тяжами.

в плазме очень часто хорошо видны пластиды. Они округлой или овальной формы, довольно крупные, иногда в центре имеют по одному или 2 кристаллика крахмала. Я наблюдала пластиды в клетке вторичного ядра зародышевого мешка до слияния полярных ядер и после него. В пластидах отчетливо видны кристаллики крахмала. Яйцеклетка всегда крупнее синергид и имеет более крупное ядро. Вакуолизация синергид не всегда типична, иногда она бывает похожа на вакуолизацию у яйцеклетки. Но всегда вакуоли немного мельче, чем у яйцеклетки.

Несколько раз мне удалось встретить по два зародышевых мешка, лежащих рядом в одной семяпочке (рис. 16). Один из них имел нормальные размеры, другой часто был угнетен.

Через 50—60 дней после цветения в зародышевых мешках находим молодые зародыши от двух- до восьмиклеточные. Но даже через 80 дней после цветения мы иногда находили зародышевые мешки с яйцеклеткой, богатой плазмой, имеющей ядро, подготовившееся к делению, с отмершими синергидами и двумя ядрами эндосперма. Зародыш всегда обра-

зуется из яйцеклетки. Образование предростка проходит обычным для *Chenopodiaceae* путем. При первом делении яйцеклетка делится поперечной перегородкой на две клетки и т. д. (рис. 17). Образуется нить, состоящая из одного ряда клеток. Затем в третьей

Рис. 15. Взрослый зародышевый мешок. Антиподы отмирают. Синергиды мельче яйцеклетки, с небольшими вакуолями. Мешок очень беден плазмой.

Рис. 16. Два зародышевых мешка в одной полости. Один из них угнетен.

Рис. 17. Предросток из двух клеток. Видны два ядра эндосперма и пластиды.

Рис. 18. Молодой зародыш. 6 клеток подвеска расположены в микропилярной части и 2 клетки зародыша в его халазальной части. Ядра эндосперма округлые.

(рис. 19), пятой (рис. 18), восьмой или тринадцатой клетке возникает продольная перегородка. Такие перегородки возникают в средней части нити, не затрагивая нижних клеток предростка в микропилярной части зародышевого мешка и конечных клеток нити, которые долго еще растут, делясь поперек.

На 80-й день после цветения мы преимущественно имеем зародыши, у которых бо́льшая часть нитевидная, но одна клетка уже разделилась поперек (рис. 18, 19).

Вся микропилярная часть нити, состоящая из одного ряда клеток, включая один ряд двурядной нити, образует подвесок, который формируется очень рано (рис. 19). Подвесок сильно вакуолизируется (рис. 19), глубоко внедряется в ткань эндосперма. Он недолговечен

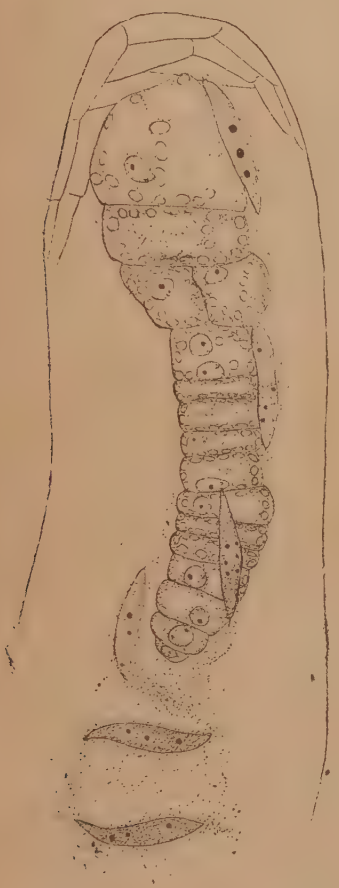


Рис. 19. Зародыш через 75—80 дней после цветения. Клетки подвеска сильно вакуолизированы. Зародыш нитевидный. Наполнен пластидами. Ядра эндосперма линзовидные.

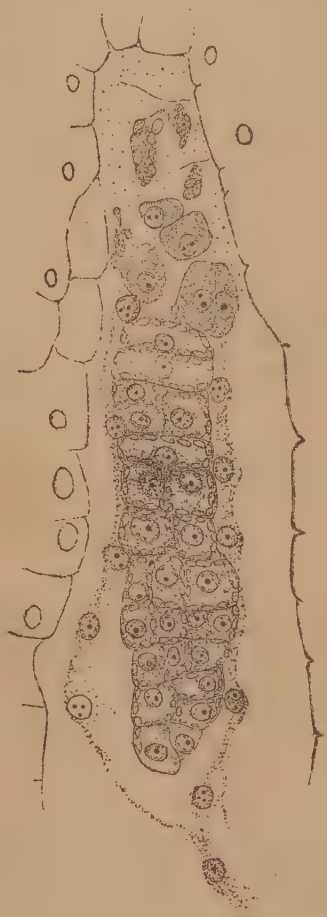


Рис. 20. Зародыш через 112—118 дней после цветения. Подвесок начал отмирать. Наметилось различие между корешком и семядольной частью зародыша.

я часто отмирает до начала интенсивного роста зародыша (рис. 20, 21). Через 75—80 дней после цветения весь зародыш, за исключением подвеска, представлен однорядной нитью. Через 112—118 дней после цветения можно наблюдать картины отмирания подвеска (рис. 20). Вся нить зародыша, за исключением 1—2 клеток на обоих концах нити, стала двух- или многорядной. При этом наблюдается двурядность в микропилярной части нити и многорядность в халазальной. Самый конец последней части еще двурядный или однорядный; таким образом, уже здесь заметно расчленение на подвесок и семядольную часть зародыша. Общая же длина зародыша, по сравнению с зародышем через 80 дней после цветения, совершенно не увеличилась. То же самое можно сказать о зародыше через 134—139 дней после цветения (рис. 21). Длина зародыша не увеличилась. Вся нить зародыша, из которой образуются корешок и подсемядольное колено, в поперечном сечении стала двойной и четверной. Семядольная часть, благодаря тангентальным делениям, стала округлой. Подвесок почти отмер. Эндосперм отмирает. Через 150—155 дней (т. е. через 15 дней после предыдущего этапа) у зародыша уже наметились семядоли. Сам он сильно утолщился —

почти до нормальной своей толщины. У некоторых зародышей этого возраста на кончике корешка видны остатки подвеска (рис. 22, *a*). Дальнейшее развитие зародыша протекает, по сравнению с предыдущими темпами его развития, молниеносно. Через 5 дней после последней фазы, т. е. через 155—160 дней после цветения, зародыш уже сильно вырос и начинает образовывать спираль. Семядоли в спирали обращены внутрь, а корешок наружу (рис. 22, *b*, *c*). Еще через несколько дней можно наблюдать совершенно взрослый зародыш. (На рис. 4 показано соотношение между внешней морфологией семени и развитием зародыша.) Таким образом, развитие зародыша заканчивается через 164—169 дней после цветения. Мы наблюдали иногда развитие двух зародышей в одной семяпочке. Несомненно, что их развитие произошло из двух яйцеклеток соседних мешков.

Рис. 21. Зародыш через 134—139 дней после цветения. Семядольная часть стала округлой.

Просматривая картины развития зародыша, мы устанавливаем, что эндосперм нуклеарный и очень слабо развивается. В некоторых случаях он имеет округлые ядра (рис. 18, 20), в других — линзовидные (рис. 19). Линзовидные и округленные ядра в смеси не встречаются. Зародыш окружают или только округлые или только линзовидные ядра эндосперма. Форма этих ядер определяется сразу же после первого деления первичного ядра эндосперма. Линзовидные ядра имеют по 3—6 ядрышек, округлые — по 2 ядрышка. Эндосперм при 17-клеточном зародыше через 30 дней после цветения имеет всего 6 ядер и тоненьким слоем плазмы облекает растущий зародыш. Харченко-Савицкая [25] указывает, что эндосперм у *Beta vulgaris* в начале развития зародыша нуклеарный, затем становится целлюларным в микропилярном конце и в центре мешка. Позднее при

Рис. 22. Дальнейшее развитие зародыша: *a*) зародыш через 150—155 дней после цветения, видны остатки подвеска, *b*) зародыш через 155—160 дней после цветения, *c*) зародыш через 170 дней после цветения.

зародыше, имеющем зачаточные семядоли, он дегенерирует, оставляя лишь по нескольку ядер в халазальной части мешка.

У черного саксаула эндосперм всегда нуклеарный. Он отмирает до начала интенсивного роста зародыша, начинающегося у раннецветущих форм в конце августа, а у позднецветущих форм в конце сентября.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

1. Изучение биологии черного саксаула (*Haloxylon ammodendron*) показало, что в годовом цикле его развития имеется несомненная смена фаз.

а) в конце марта — начале апреля буйно развиваются генеративные побеги. Протекает цветение. Развитие вегетативных органов в это время только весьма слабо начинается.

б) по окончании цветения, с середины апреля до конца или середины августа, идет, наоборот, энергичный рост побегов возобновления, ассимиляционных веточек, ассимиляционных частей генеративных веточек. Узлы с генеративными органами не растут. Развитие генеративных органов подавлено.

в) с середины августа или начала сентября начинается новая вспышка в развитии генеративных органов. Этому всегда предшествует остановка в росте ассимиляционных веточек и ассимиляционных частей генеративных веточек.

2. 2n хромозом у черного саксаула равно 18.

3. Развитие мужского гаметофита протекает нормально. Никаких резких нарушений в редукционном делении нет. Заложение перегородки в тетраде происходит симультанно. Пыльца трехядерная. Вполне фертильна.

4. В момент цветения в семяпочках нет еще зародышевых мешков, женская археспориальная ткань представлена слабо выделяющейся по размерам группой клеток. На семяпочке в это время происходит заложение интегументов.

5. Через 6—7 дней после цветения в многоклеточной археспориальной ткани наступает редукционное деление, которое протекает не одновременно во всех клетках археспория.

6. Наблюдается прорастание нескольких макроспор, из которых большей частью только одна развивается до конца; остальные гибнут.

7. В семяпочках черного саксаула взрослые зародышевые мешки развиваются только через 45—55 дней после цветения в завязях, которые внешне морфологически совершенно не изменились. Встречаются два зародышевых мешка в одной семяпочке.

8. Начало развития зародышей наблюдается через 50—60 дней после цветения. Зародыш всегда развивается из яйцеклетки.

9. Первые этапы развития зародыша протекают очень медленно и притом таким образом, что растущий зародыш занимает только полость зародышевого мешка.

10. Зародыш обычного для *Chenopodiaceae* типа. Наблюдается полиэмбриония.

11. Энергичное развитие зародыша начинается с середины августа или начала сентября после остановки в росте ассимиляционных веточек.

12. Эндосперм нуклеарный, развит очень слабо. Отмирает до начала интенсивного роста зародыша.

13. На основании поставленных экспериментальных работ мы делаем вывод, что черный саксаул является перекрестноопыляемым растением.

14. Сравнительное изучение биологии *Haloxylon ammodendron* и древовидных солянок песчаной пустыни показало, что их биология совершенно различна:

а) саксаул начинает весеннее развитие с генеративной фазы, солянки — с вегетативной.

б) развитие вегетативных органов у саксаула подавляет таковое генеративных; у солянок они развиваются параллельно.

в) вступление саксаула в фазу плодоношения знаменуется остановкой в росте вегетативных органов, солянки же продолжают плодоносить, цвести и расти.

15. Приспособление к крайним условиям существования вызвало у солянок полиплоидию, у саксаула же глубоко наследственно изменило самую сущность растения.

16. Выделены позднецветущие и раннецветущие формы саксаула, причем раннецветущие являются и более быстро растущими.

Литература

[1] Арциховский В. М., Рост саксаула и анатомическое строение его ствола. Труды по прикладной ботанике, I, XIX, вып. 1, 1928.—[2] Арциховский В. М., Физиология репетекских псаммофитов. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 11—40, 1933.—[3] Арциховский В. М., Дополнительные сведения в анатомии саксаула. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 41—48, 1933.—[4] Базилевская Н. А. и Суслова М. И., Изучение морфологии и биологии псаммофитов в связи с выбором наиболее пригодных видов для закрепления песков. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 89—112, 1933.—[5] Василевская В. К., Развитие древесины кустарников и деревьев песчаной пустыни Кара-Кумы. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 231—259, 1933.—[6] Дробов В. П., Загадки саксаула. Журнал Русского ботанического общества, 1921.—[7] Кудряшов С. Н., К вопросу фено-экологии некоторых видов флоры Средней Азии. Труды Среднеазиатского государственного университета, сер. VIII, вып. 11, стр. 47, 1930.—[8] Ольшевский В. В., Распределение и развитие саксаула. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 259—272, 1935.—[9] Петров М. П., Корневые системы растений песчаной пустыни Кара-Кумы, их распределение и взаимоотношения в связи с экологическими условиями. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 113—208, 1933.—[10] Петров М. П., Перспективы с.-х. освоения песчаной пустыни Кара-Кумы. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 1, стр. 23—34, Ленинград, 1933.—[11] Петров М. П., Экологический очерк растительности Репетекского песчано-пустынного заповедника в Кара-Кумах. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 9—66, Ленинград, 1935.—[12] Петров М. П., Развитие корневых систем кустарников песчаной пустыни Кара-Кумов. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 67—98, 1935.—[13] Поддубная-Арнольди В. А., Эмбриологический метод в систематике покрытосемянных растений. Известия Ассоциации научно-исследов. институтов при Физ.-мат. факультете МГУ, т. III, № 1-А, стр. 62—102, 1930.—[14] Поддубная-Арнольди В. А., Современное состояние вопроса о бесполом размножении у покрытосемянных растений, Ботанический журнал СССР, XXV, № 1, стр. 75—91, 1940.—[15] Леонтьев В. Л., О восстановлении саксаульников юго-восточных Кара-Кумов. Проблемы Туркмении. Ак. Наук СССР, стр. 210—220, 1935.—[16] Радкевич О. Н. и Василевская В. К., Анатомическое строение побегов первого года у древесных форм песчаной пустыни Кара-Кумы. Труды по прикладной ботанике, сер. I, стр. 49—88, 1933.—[17] Райкова И. А. Опыт культуры растений песков в условиях Ташкента. Бюллетень Среднеазиатского государственного университета, № 13, стр. 153—158, 1926.—[18] Райкова И. А., Материалы по культуре растений песков в условиях Ташкента. Бюллетень Среднеазиатского государственного университета, № 16, стр. 235—1927.—[19] Соколовская А. П., К вопросу о влиянии солнечной радиации на температуру некоторых растений песчаной пустыни Кара-Кум. Труды по прикладной ботанике, сер. I, № 1, стр. 209—230, 1933.—[20] Суслова М. И., Рост побегов и опадение ассимилирующих органов у деревьев и кустарников песчаной пустыни Кара-Кум. . Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 197—208, 1935.—[21] Суслова М. И., Прорастание семян деревьев и кустарников пустыни Кара-Кум. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып. 4, стр. 209—224, 1935.—[22] Суслова М. И., Распространение семян и плодов пустыни Кара-Кум. Проблемы растениеводческого освоения пустынь, вып 4, стр. 247—258, 1935.—[23] Ткаченко

Общее лесоводство. Гостехиздат, 1939.— [24] Флора СССР. *Chenopodiaceae*, т. VI, 1936.— [25] Харченко-Савицкая Е. П., Цветение, оплодотворение и различные типы стерильности у *Beta vulgaris*. Труды съезда по генетике, селекции и т. д., I, II, стр. 539—549, 1930.— [26] Tischler G. Allgemeine Pflanzenkariologie. Berlin, 1921.

Z. P. BOCHANZEVA

Contributions to the Biology of Florescence and Embriology of *Haloxylon ammodendron* Bge

Summary

1. The study of biology of *Haloxylon ammodendron* showed that within its annual cycle there undoubtedly occurs a succession of phases.

a) Towards the end of March — beginning of April the generative shoots develop energetically and florescence goes on. Whereas the development of the vegetative organs is only beginning.

b) After the completion of florescence, from the middle of April up to the end or middle of August, there proceeds, on the contrary, energetic growth of the reproductive shoots, assimilative shoots and assimilating parts of the generative shoots. The nodes with generative organs do not grow. The development of the generative organs is depressed.

c) From the middle of August or the beginning of September there occurs a new outburst of development of the generative organs. This is always preceded by inhibition of growth of the assimilative shoots and of the assimilative parts of the generative shoots.

2. 2n chromosomes in *Haloxylon ammodendron* = 18.

3. The development of the male gametophyte proceeds normally. No marked disturbances in the reduction division are to be noted. The septum appears in the tetrads simultaneously. The pollen contains three nuclei and is quite fertile.

4. By the moment of florescence there are as yet no embrye sacs within the ovules and the female archesporial tissue is represented by a group of cells of smaller size. At the same time the integuments are formed in the ovules.

5. 6—7 days after florescence there ensues in the archesporial tissue reduction division which, proceeds asynchronously in the archesporium cells.

6. There germinate several macrospores of which in most cases only one develops to the end, while all the others perish.

7. In the ovules of *Haloxylon ammodendron* adult embryo sacs develop only 45—55 days after florescence in the ovary which morphologically do not change at all. There occur 2 embryo sacs in one ovule.

8. Development of the embryos begins 50—60 days after florescence. The embryo always develops from the egg cell.

9. The first stages of development proceed at a very low rate so that the growing embryo occupies only the cavity of the embryo sac.

10. The embryo is of the type common in *Chenopodiaceae*. There occurs polyembryony.

11. Energetic development of the embryo begins in the middle of August or first days of September after stoppage of growth of the assimilative shoots.

12. The endosperm nucleus is slightly developed; it dies off prior to the beginning of intense embryonic growth.

13. It is concluded from experimental evidence that *Haloxylon ammodendron* is a cross-pollinizer.

14. The comparative study of biology of *Haloxylon ammodendron* and of arbor-like *Salsola* of sandy deserts showed that their biology is quite different.

a) *Haloxylon ammodendron* begins spring development with the generative form while *Salsola* — with the vegetative form.

b) In *Haloxylon ammodendron* the development of the vegetative organs suppresses that of the generative ones; in *Salsola* they develop concurrently.

c) The initiation of the bearing phase of *Haloxylon ammodendron* is accompanied by growth stoppage of the vegetative organs whereas *Salsola* continues bearing, blossoming, and growing.

15. Adaptation to extreme conditions of existence called forth in *Salsola* polyploidy, and in *Haloxylon ammodendron* it altered profoundly the hereditary essence of the plant.

16. Late and early blossoming forms of *Haloxylon ammodendron* have been isolated the latter showing a more rapid growth.

Ответственный редактор акад. В. Л. Комаров

Подписано к печати 24.III.1944 г. Объем 3 печ. л. 6,5 уч.-изд. л.
Л41604 Тираж 1200 экз. Заказ 54 Цена 6 руб.

18-я типография треста «Полиграфкнига» ОГИЗа при СНК РСФСР,
Москва, Шубинский, 10.

Цена 6 руб.